

**HELLINGSDETECTIE EN RUIMTELIJKE
ORIENTATIE BIJ DE MENS.**

HELLINGSDETECTIE EN RUIMTELIJKE ORIENTATIE BIJ DE MENS.

PROEFSCHRIFT

ter verkrijging van de graad van doctor
aan de Erasmus Universiteit Rotterdam
op gezag van de rector magnificus
Prof. Dr. C.J. Rijnvos
en volgens besluit van het college van dekanen.
De openbare verdediging zal plaats vinden op
vrijdag 6 Oktober 1989 te 14.00 uur

door

ANDREAS JOZEF AUGUSTINUS ELFERINK

geboren te Enschede

PROMOTIECOMMISSIE

Promotor : Prof. Dr. M.W. van Hof

Overige leden : Prof. Dr. F. Verhage
Prof. Dr. A. Staal
Prof. Dr. A. Gramsbergen

"Het enige dat mij plaagt, komt uit mijn geest".

Marnix Gijsen, in: De oudste zoon, uit de verhalenbundel: De zomers van mijn jeugd, p 243.

Aan Jet

INHOUDSOPGAVE

INLEIDING

- HOOFDSTUK 1.** Een modificatie van Benton 's "line orientation test".
- HOOFDSTUK 2.** Het "oblique effect".
- HOOFDSTUK 3.** Successieve versus simultane presentatie in de "gemodificeerde Benton test".
- HOOFDSTUK 4.** De klinische toepasbaarheid van de "gemodificeerde Benton test".
- HOOFDSTUK 5.** Bestaat het "oblique effect" ook in de haptische ruimte?
- HOOFDSTUK 6.** Het kwantificeren van ruimtelijke orientatie.
- BIJLAGE A.** Binocular and monocular tilt discrimination in the rabbit: evidence for hemispheric dominance?
- BIJLAGE B.** Interoculaire overdracht bij het konijn.
- BIJLAGE C.** Extrapolatie van een rechte lijn uit een rij bollen?
- SAMENVATTING.**
- SUMMARY**
- REFERENTIES**
- CURRICULUM VITAE**
- POSTSCRIPTUM**

INLEIDING.

Het uitgangspunt van dit proefschrift ligt in feite in een publicatie over "Binocular and monocular tilt discrimination in the rabbit: evidence for hemispheric dominance ? (Bijlage A).

In deze publicatie werd onderzocht hoe nauwkeurig konijnen streeppatronen van verschillende helling kunnen onderscheiden. Eerst werd dit gedaan met beide ogen open. Daarna werd het onderzoek herhaald, zowel met alleen het linker- als alleen met het rechter oog open. In totaal werden 28 dieren onderzocht en het bleek dat de prestaties met het linker en het rechter oog soms aanzienlijk verschilden. Aangezien de optische vezels bij het konijn voor ongeveer 90% kruisen in het chiasma opticum (Gioli 1969) en de ipsilaterale projectie een ondergeschikte rol speelt bij visuele discriminatie (Van Hof 1975), zou dit kunnen betekenen dat discriminatie via de ene hemisfeer nauwkeuriger is dan via de andere, met dien verstande dat het even vaak de linker als de rechter hemisfeer leek te zijn die domineerde. Dit fenomeen is op het eerste gezicht verbazingwekkend, immers, intuïtief is men geneigd hellingsdetectie in verband te brengen met de aanwezigheid van zogenaamde "orientatie gevoelige cellen". Deze werden voor het eerst in de visuele cortex van de kat beschreven door Hubel en Wiesel (1959). Het zijn neuronen waarvan de ontladingsfrequentie afhankelijk is van de helling van een recht zwart-wit contrast geprojecteerd op het receptieve veld. Dergelijke neuronen zijn ook in de visuele cortex van het konijn beschreven (Hughes 1968, Chow 1971, Murphree en Berman 1979 en Swadlow 1988). Echter, nooit heeft één van de onderzoekers die zich met dit electrofysiologisch onderzoek bezig hield gesteld dat deze neuronen in aantal of eigenschappen, verschilden in de linker- of rechter hersenhelft. Een verklaring voor bovengenoemde asymme-

trie is er voorshands dan ook niet.

Een en ander leidde ertoe, dat de resultaten bij het konijn verkregen, onze belangstelling wekten voor hellingsdetectie bij de mens. Bij de mens is het vermogen lijnstukken van verschillende helling te discrimineren immers gelateraliseerd. Reeds in 1948 beschreven Bender en Jung dat patienten met rechter hemisfeer laesies meer moeite hebben om een schuin lijnstuk in verticale positie te brengen, dan patienten met een laesie in de linker hemisfeer. In deze studie werd per proefpersoon tien keer de afwijking tussen de objectieve en subjectieve verticaal gemeten en vervolgens het gemiddelde bepaald. Bij gezonde proefpersonen vielen de objectieve en subjectieve verticaal nagenoeg samen (gemiddelde afwijking 0.04°). De gemiddelde afwijking van de verticaal bedroeg bij een rechtszijdige hersenbeschadiging -2° en 0.9° bij een linkszijdige hersenbeschadiging.

Voor al bij frontale en parietale hersenbeschadigingen bleek de subjectieve verticaal van de objectieve verticaal af te wijken en wel naar de zijde contralateraal van de laesie. Hetzelfde gold voor een laesie in de witte stof of thalamus. Bij zuivere laesies van de occipitaal of temporaalkwab daarentegen, werden geen of slechts geringe afwijkingen gevonden. Met nadruk stelden de auteurs dat patienten met een occipitaalkwablaesie, ondanks grote defecten in het gezichtsveld, tot goede prestaties in staat zijn. Niet alleen de gemiddelde afwijking maar ook de spreiding van de afwijkingen was groter wanneer de hersenbeschadiging in de frontaal en parietalkwab gelocaliseerd was. Deze spreiding was veel geringer bij occipitale laesies. Daarnaast bleek de spreiding afhankelijk van de grootte van de laesie.

Lichamelijke gebreken, zoals een halfzijdige verlamming, bleken niet in relatie te staan met de grootte van de afwijking tussen de objectieve en subjectieve verticaal. Ook de aanwezigheid van contralaterale sensibiliteitstoornissen of

een astereognosie, bij parietaalkwablaesies, konden de gevonden afwijkingen tussen de objectieve en subjectieve verticaal maar ten dele verklaren. Soortgelijke onderzoeken werden later gedaan door Teuber en Mishkin (1954), en Teuber (1963). Vier taken dienden door de patienten verricht te worden:

1. Een zuivere visuele taak: het verticaal zetten van een heldere lijn in een verder volledig donkere omgeving.
2. Een visueel-posturele taak: het rechtop zetten van een heldere lijn in een donkere omgeving, terwijl de patient in een naar links of rechts hellende stoel was gezeten.
3. Een visueel-visuele taak: het verticaal zetten van een lijn tegen een schuin gestreepte achtergrond.
4. Een posturele taak: zittend in een naar links of rechts hellende stoel moest de patient het lichaam, in het donker, rechtop zetten.

Afgezien van details, werden na een hersenletsel allerlei afwijkingen gevonden in de taken 2-4, maar niet in de zuiver visuele taak. Deze bevindingen waren dus in tegenspraak met die uit het werk van Bender en Jung (1948). Immers de taak, die Bender en Jung (1948) hun patienten liet verrichten, kwam overeen met de zuiver visuele taak van Teuber en Mishkin (1954). Deze discrepantie trachtten Teuber en Mishkin (1954) te verklaren uit het feit dat Bender en Jung (1948) de resultaten beschreven van een onderzoek verricht bij Duitse oorlogsgewonden in de periode 1940-1942, waarbij de hersenlaesies dus maximaal 3 jaar bestonden, terwijl zij zelf Amerikaanse oorlogsgewonden bestudeerden 7 tot 10 jaar nadat het hersentrauma had plaatsgevonden. Met andere woorden de mogelijkheid bestaat dat herstel in de loop van de tijd kan optreden met betrekking tot de zuiver visuele taak.

Later onderzoek (Benton 1975, 1978, De Renzi 1981, Meerwaldt 1982, 1984)

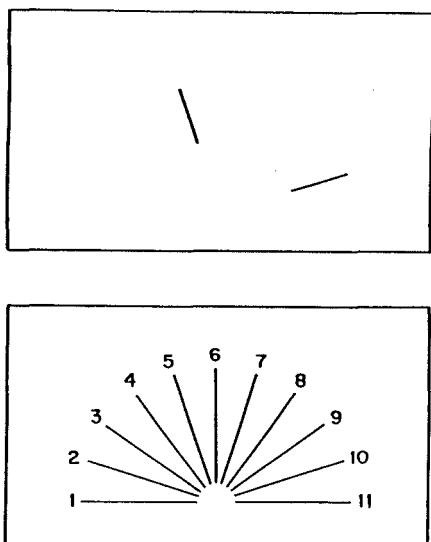
bevestigde dat bij de mens een rechter hemisfeer laesie ernstiger gevolgen heeft voor de hellingsdetectie dan een overeenkomstige laesie in de linker hersenhelft. Met name wanneer de laesie zich in het posteriore gedeelte van de rechter hemisfeer bevond zagen zij een gestoorde hellingsdetectie. Hoewel wij natuurlijk niet weten of het aantal orientatiegevoelige cellen in de linker en rechter hersenhelft verschilt, lijkt dit niet waarschijnlijk. Immers, bij de aap werd een dergelijk verschil nooit aangegeven.

Dat er desondanks, zoals de genoemde studies van Bender, Benton, de Renzi en Meerwaldt aantonen, lateralisatie bestaat, doet vermoeden dat wat getest wordt zich niet eenvoudig laat verklaren uit het in meerdere of mindere mate activeren van orientatie gevoelige neuronen uit de categorie "simple" en "complex cells" in de visuele cortex. Indicatief daarvoor is ook het gegeven van Meerwaldt (1983), dat hellingsdetectie gestoord kan zijn wanneer uitsluitend tactiel wordt getest, dus zonder dat de visuele cortex en de orientatiegevoelige neuronen daarbij in eerste instantie rechtstreeks betrokken zijn.

Trouwens, enkele jaren geleden werd reeds verwoord, op grond van een veelheid van argumenten dat, hoewel fysiologen spreken over "bar and edge detectors", het de vraag is of dergelijke zenuwcellen verantwoordelijk zijn voor de perceptie van "bars and edges" (Barlow, 1985).

Lateralisatie kan men zich daarentegen wel voorstellen wanneer hellingsdetectie, zoals dit met behulp van de Benton en de De Renzi test onderzocht wordt, berust op een neuronaal proces van een hogere orde, waarbij de signalen afkomstig van - al dan niet orientatie gevoelige - neuronen gelegen in de visuele cortex, geïntegreerd worden.

Wanneer we de originele test van Benton bezien (Fig.1) valt op dat daarin uitsluitend gewerkt wordt met rechte streepjes. Het valt te verwachten, dat



Figuur 1. Voorbeeld van één presentatie in de Benton test. Het bovenste deel van de figuur geeft twee lijnstukken weer welke corresponderen met de orientaties 5 en 10 in het onderste deel. Beide delen worden simultaan gepresenteerd. De proefpersoon wordt verzocht aan te geven welke orientaties in het onderste deel van de figuur corresponderen met de orientatie van de lijnstukken in het bovenste deel van de figuur. In totaal worden er 30 van dergelijke presentaties aangeboden.

deze stimuli ook in het visuele systeem van de mens de "simple" en "complex cells" activeren. Wat niet in de test voorkomt, zijn figuren waarvan de orientatie niet zonder meer overeenkomt met de helling van rechte lijnige zwart-wit contrasten. Hierbij kwam ons als eerste in gedachte het detecteren van zigzaglijnen, zoals dat door Lashley onderzocht werd bij de rat (1938). Het bleek dat ratten, die geleerd hadden verticale van horizontale strepen te onderscheiden, niet onmiddellijk in staat waren verticale van horizontale zigzaglijnen te discrimineren. Na hertraining bleek dit wel te lukken. Een tweede type patronen waar aan te denken viel, waren rijen bollen van

verschillende helling. Weliswaar is gebleken dat de rat zeer wel in staat is een rechte lijn te extrapoleren uit een rij bollen (Lashley 1938), maar bij het konijn ligt dit anders. Een konijn dat aanvankelijk getraind is om streep patronen van verschillende helling te discrimineren, is slechts in zeer beperkte mate in staat rijen bollen van overeenkomstige hellingen te onderscheiden (Lagers-van Haselen, van Hof en Reuter 1989). Slechts wanneer de afstand tussen de centra van twee opeenvolgende bollen gezien wordt onder een gezichtshoek van 4° wordt nog een redelijk niveau van orientatiediscriminatie gevonden. Reeds bij een gezichtshoek van 6° tussen de bolmiddenpunten van twee opeenvolgende bollen is dit niet meer het geval. Onder bepaalde experimentele omstandigheden kan het er wel op lijken, dat het konijn in staat is rijen bollen van verschillende orientatie te discrimineren. Dit blijkt echter niet te berusten op de extrapolatie van een lijn uit een rij bollen, maar eenvoudig weg op het detecteren van "regional cues" (zie bijlage B).

Centraal in dit proefschrift staat de ontwikkeling van wat men zou kunnen noemen "een gecompliceerde test volgens Benton" (1978), waarin op basis van de hiervoor gegeven overwegingen niet volstaan wordt met het detecteren van de helling van rechte lijnige zwart-wit contrasten. In deze test worden ook stimuli toegepast waarmee hellingsdetectie op een hoger abstractie niveau onderzocht wordt. De achterliggende gedachte is dat op die wijze, door later uitvoeriger te verrichten onderzoek bij patienten een bijdrage geleverd kan worden tot integratie van de resultaten van electrofysiologisch en gedragsmatig dierexperimenteel onderzoek enerzijds en de resultaten verkregen bij de mens, al dan niet na een hersenbeschadiging, anderzijds. Een praktische consequentie hiervan was dat de test gebruikt moest kunnen worden buiten een zintuigfysiologisch laboratorium, zonder dat de nauwkeurigheid van de

resultaten daar onder lijdt. Het was de bedoeling de test zo uit te voeren, dat het werken daarmee ook bij bedlegerige patienten mogelijk was, zonder dat de ongunstige omstandigheden de testresultaten oninterpreteerbaar maakten.

HOOFDSTUK 1. EEN MODIFICATIE VAN BENTON 'S "LINE ORIENTATION TEST".

In 1978 beschreef Benton de zogenaamde "line orientation test". Wat bij de ontwikkeling van de "line orientation test" voor ogen stond was de klinische toepasbaarheid. De "line orientation test" is in boekvorm uitgegeven. Twee lijnstukken en een waaivormig lijnenpatroon werden simultaan aan de patient gepresenteerd. Figuur 1. van de inleiding is een voorbeeld van zo'n presentatie. In het bovenste deel van de figuur staan twee verschillend georiënteerde lijnstukken. De proefpersoon wordt gevraagd welke lijnen in de waaierfiguur eenzelfde helling hebben. In het voorbeeld zijn dat de lijnstukken met de nummers 5 en 10. De lijnen in de waaierfiguur staan 18° uit elkaar. Wanneer voor beide lijnstukken de juiste oriëntatie wordt aangewezen (of benoemd) levert dit een score van 1 punt op. In totaal worden 30 presentaties aangeboden. Maximaal zijn dus 30 punten te behalen. Aan de test gaat een oefenserie vooraf. Om een leereffect uit te sluiten bestaan er twee versies van de "line orientation test". Alleen de volgorde waarin de presentaties worden aangeboden verschilt in beide versies (H en V versie). Voor verdere details zij verwezen naar het oorspronkelijk artikel van Benton (1975).

Veertien gezonde proefpersonen variërend tussen de 13 en 57 jaar, werden door ons met de "line orientation test" onderzocht. Allen waren rechtshandig. De groep bestond uit vier mannen en tien vrouwen. De gemiddelde score en standaarddeviatie bedroeg 28.1 ± 2.20 voor de "H-versie" en 28.2 ± 1.76 voor de "V-versie". Op het totaal van 840 gepresenteerde lijnstukken werden er 29 fouten in de "H-versie" en 24 fouten in de "V-versie" gemaakt. De

boekvorm maakt de test makkelijk hanteerbaar, met name aan het ziekbed. De test vereist geen complexe motorische handelingen en is daardoor ook te gebruiken bij afatische en ernstig motorisch gehandicapte patienten. De test is in 10 minuten uit te voeren.

Er zijn echter tegen de test een aantal praktische en theoretische bezwaren in te brengen.

1. Er is geen enkele reden om te veronderstellen dat de geringe moeilijkheidsgraad van de test zich beperkt tot normale proefpersonen. Meerwaldt (1983) bijvoorbeeld, vergeleek de gevoeligheid van de "line orientation test" met de later te bespreken "rod orientation test". Alle onderzochte patienten hadden een infarct in het achterste deel van de rechter hemisfeer. In de "rod orientation test" scoorden alle patienten significant slechter ten opzichte van de controlegroep. In de "line orientation test" gold dit slechts voor drie patienten. Het is daarom niet ondenkbaar dat de test "te gemakkelijk is" om kleine rechter hemisfeer laesies aan te tonen.
2. In de oorspronkelijke "line orientation test" wordt uitsluitend gewerkt met rechte streepjes, hetgeen er toe leidt dat aansluiting bij resultaten van dierexperimenteel werk niet wordt bevorderd. In de inleiding is al gewezen op dit bezwaar. Een gestoorde tiltdiscriminatie met figuren, waarvan de orientatie niet zonder meer overeenkomt met de helling van rechte lijnige zwart-wit contrasten (zoals zigzaglijnen en rijen bollen), zou in bepaalde gevallen kunnen leiden tot de conclusie dat er sprake is van een stoornis in neuronale integratie op een hoger niveau dan dat van de visuele cortex met de daarin gelegen orientatie gevoelige cellen.
3. De reden waarom Benton (1975) twee lijnstukken in zijn test introduceerde was, dat de simultane presentatie van één lijnstuk te weinig

discriminatief bleek te zijn. Het is de vraag of hellingsdetectie van ieder van twee tegelijkertijd gepresenteerde lijnstukken onafhankelijke processen zijn. Immers, Bouma en Andriessen (1970) ontdekten dat er in het visuele systeem interacties optreden tussen gewaarwordingsprocessen tengevolge van stimuli die simultaan worden gepresenteerd aan verschillende delen van de retina.

In ons laboratorium is een methode ontwikkeld waarbij bovengenoemde bezwaren geëlimineerd werden, terwijl de praktische voordelen van de oorspronkelijke "line orientation test" behouden bleven. Figuur 1.1. laat de proefopstelling zien. Gemakshalve wordt deze opstelling als de "gemodificeerde Benton test" aangeduid. De proefpersoon zit voor een tafeltje waarvan blad A een hoek van 50° met het horizontale vlak maakt. Het tafelblad A is 70 cm breed en 40 cm hoog. In het midden van het blad bevindt zich een waaivormig lijnenpatroon. Voor de duidelijkheid is de waaierfiguur naar verhouding wat groter getekend dan in werkelijkheid het geval is. De afzonderlijke lijnen zijn 100 mm lang en 4 mm breed. Het hoekverschil tussen twee opeenvolgende lijnen bedraagt 10° . Dit lijnenpatroon wordt hierna aangeduid als de referentiefiguur. De lijnstukken zijn van links naar rechts genummerd. Zo heeft het lijnstuk dat een hoek van 60° maakt nummer 12. De referentiefiguur kan aan het oog onttrokken worden door plaat B er over heen te leggen. Deze plaat heeft een rand waarop stimuluskaart C kan staan. De stimuluskaart kan op zijn beurt gemaskeerd worden door plaat D. Lamp H is aangesloten op tijd klok F. Hiermee kan de verlichtingstijd worden ingesteld. De gehele opstelling is verrijdbaar en makkelijk over een bed te plaatsen.

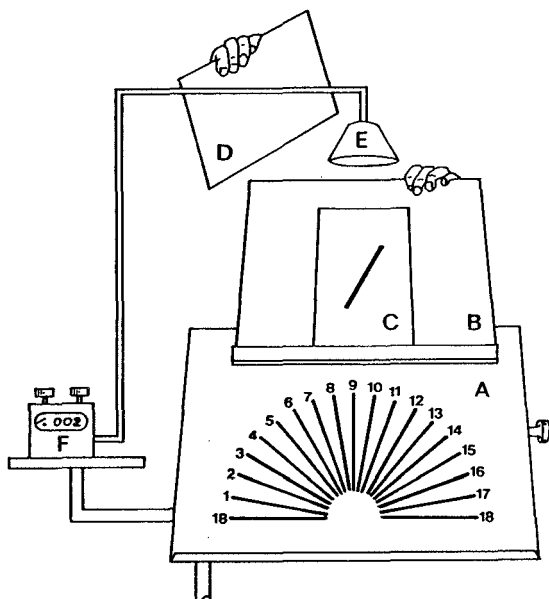


Fig.1.1. Schematische weergave van de "gemodificeerde Benton test".

- A.** Roteerbaar tafelblad met de onder de standaardcondities gebruikte referentiefiguur: een waaivormig lijnenpatroon.
- B.** Plaat B waarmee de referentiefiguur afgedekt kan worden.
- C.** Een voorbeeld van een stimuluskaart.
- D.** Plaat D waarmee de stimuluskaart gemaskeerd kan worden.
- E.** Lamp.
- F.** Klein tafelblad waarop een tijdmeter staat waarmee de verlichtingstijd kan worden ingesteld.

Bij de proefopstelling behoren een aantal plastic kaarten (30x21 cm). Op deze kaarten is een stimulusfiguur afgedrukt. Figuur 1.1. laat zo'n kaart zien (C).

In dit voorbeeld is de stimulus een rechte streep behorende bij nummer 12 in de referentiefiguur. Dit komt overeen met een hoek van 60° . In totaal zijn er 36 kaarten met een recht lijnstuk (125 mm bij 12.5 mm) bedrukt. Deze strepen hebben een verschillende orientatie, overeenkomend met de hellingen van de lijnstukken in de referentiefiguur. Naast de rechte strepen werden nog 4 andere stimuli gebruikt (zie figuur 1.2.). Ten eerste de zigzaglijn waarvan de breedte, gemeten loodrecht op de zwart-wit grens, 12.5 mm bedroeg bij een lengte van 125 mm (B). Ten tweede een rij van 5 niet-aaneengesloten bollen met een onderlinge afstand van middelpunt tot middelpunt van 25 mm (C). Ten derde twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm (D). Ten vierde twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 25 mm (E). De boldiameter bedroeg in alle gevallen 12,5 mm. In totaal zijn er voor elk stimulustype 36 kaarten.

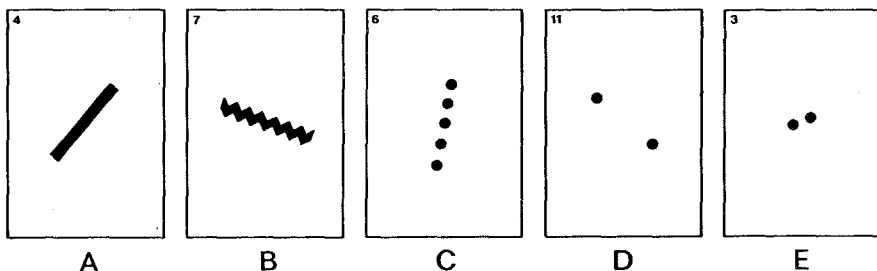


Fig. 1.2. De vijf stimuli die gebruikt werden in de "gemodificeerde Benton test". In verschillende orientaties werden aangeboden: een streep (A), een zigzaglijn (B), een rij niet-aaneengesloten bollen (C) en twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm (D) of 25 mm (E). De afmetingen van de streep in A was 125 bij 12.5 mm. De zigzaglijn had, loodrecht op het zwart/wit contrast, een breedte van 12.5 mm, terwijl de lengte 125 mm bedroeg. De diameter van de bollen in C,D en E was 12.5 mm.

De gang van zaken was als volgt. De proefnemer stond achter de proefopstelling en voerde de nodige handelingen uit. De proefpersoon zat in een leunstoel voor de proefopstelling (fig 1.1.). De afstand van de proefpersoon ten opzichte van het middelpunt van blad A bedroeg 40 cm. Plaat B bedekte de referentiefiguur. Op plaat B lag de stimuluskaart die op zijn beurt aan het oog onttrokken was door plaat D. Plaat D werd door de proefnemer gedurende 1 sec opgeheven, zodanig dat de stimuluskaart voor de proefpersoon zichtbaar werd (figuur 1.1. en 1.2.). Wanneer de stimuluskaart weer aan het gezicht van de proefpersoon onttrokken was, werd plaat B opgeheven. Dit maakte de referentiefiguur zichtbaar. De proefpersoon werd verzocht uit de referentiefiguur het lijnstuk te kiezen waarvan de orientatie overeenkwam met die van de stimulus. Desgewenst mocht de proefpersoon het desbetreffende lijnstuk ook aanwijzen. Wanneer plaat D werd opgeheven om de testkaart zichtbaar te maken, ging ook lamp H gedurende 1 seconde aan. Zodra de lamp uitging werd de stimulus bedekt. Wanneer vervolgens de referentiefiguur zichtbaar werd gemaakt, ging het licht weer aan, net zolang tot een keuze werd gemaakt. Daarna ging het licht weer uit en werd de procedure herhaald. De totale verlichting bestond dus uit de verlichting welke aanwezig was in de ruimte waar de proefopstelling zich bevond en de verlichting van de lamp (25 watt). Onder deze omstandigheden waren er geen nabebelden van de stimulus te zien tijdens de inspectie van de referentiefiguur. Op deze wijze kreeg de proefpersoon per stimulustype 19 presentaties aangeboden. Alle orientaties werden eenmaal gepresenteerd, met uitzondering van de $0/180^\circ$ welke tweemaal werd gepresenteerd. De volgorde waarin deze presentaties werden aangeboden was willekeurig. Aan de 19 presentaties ging een oefenserie van 4 presentaties vooraf. Daarna, gedurende het eigenlijke

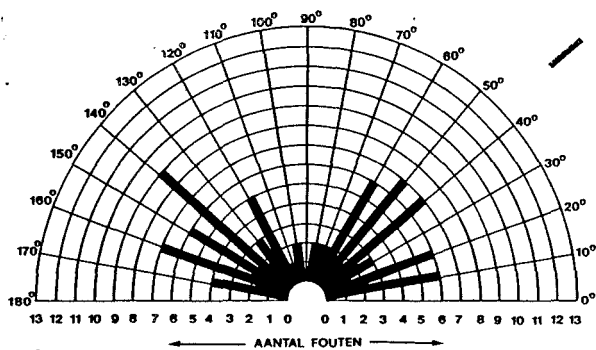
testen, kreeg de proefpersoon niet te horen of de gemaakte keuze juist of onjuist was. Elke keuze werd genoteerd. Gemiddeld duurde een zitting met 95 presentaties 40 minuten.

Samenvattend gold voor de standaardcondities dat:

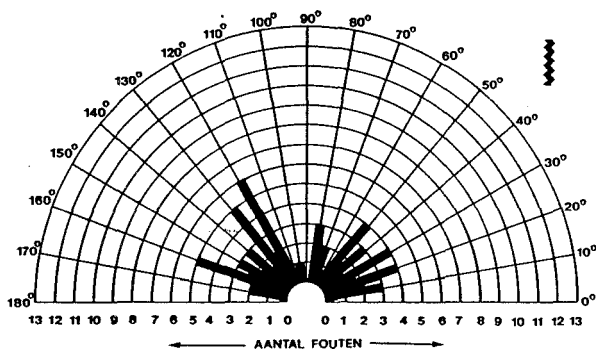
- alle stimuli successieef werden aangeboden,
- per stimulustype er 19 presentaties werden aangeboden,
- de lange zijde van de stimuluskaart rechtop stond,
- de testkaart gedurende 1 sec gepresenteerd werd,
- de referentiefiguur uit het bovenbeschreven waaivormig streeppatroon bestond,
- de helling van het grondvlak 50° bedroeg,
- de verlichtingssterkte (dat wil zeggen de verlichting van de testruimte en lamp samen) ongeveer 850 lux bedroeg,
- de afstand van de proefpersoon ten opzichte van het middelpunt van blad A 40 cm bedroeg,
- refractieafwijkingen van de proefpersonen gecorrigeerd waren.

Dezelfde veertien proefpersonen, die met de oorspronkelijke "line orientation test" waren getest, ondergingen de bovengenoemde gemodificeerde test.

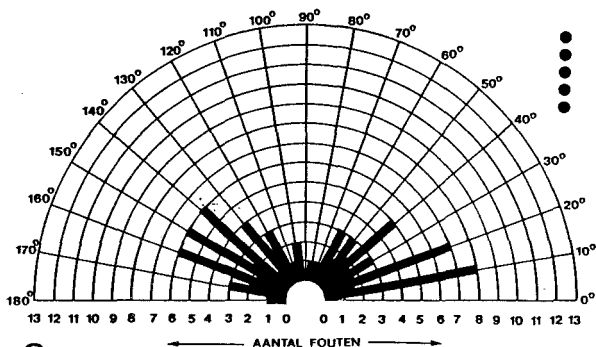
Aan de hand van de figuur 1.3. zullen de resultaten van de standaardprocedure worden besproken. In de figuur geven de radiaire lijnen de verschillende orientaties van de teststimuli en van de lijnen uit de referentie figuur weer. Het aantal fouten, voor iedere orientatie, blijkt uit de lengte van het verdikt getekende deel van iedere radiaire lijn. De fouten van alle proefpersonen werden bij elkaar opgeteld weergegeven. In het vervolg worden dergelijke figuren waarin de fouten van alle 14 proefpersonen cumulatief zijn weergegeven betiteld als "verzamelfiguren".



A

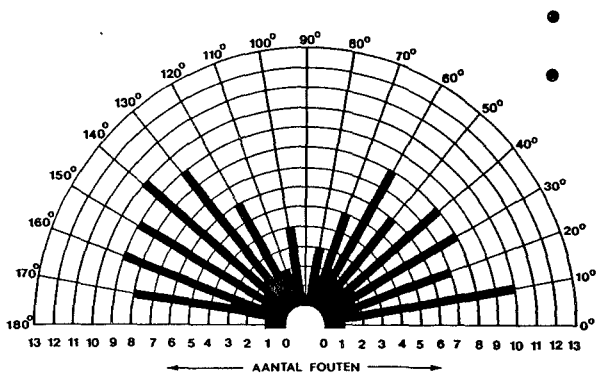


B

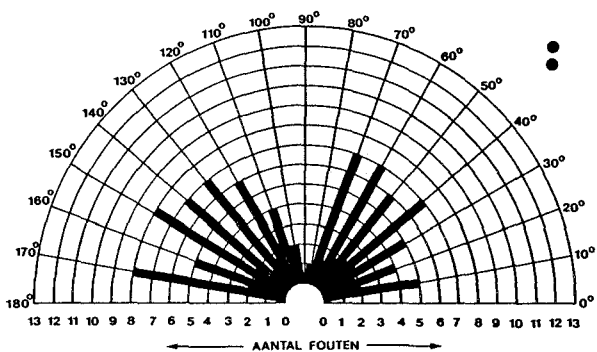


C

Fig. 1.3. (A-E) Verzamelfiguren van het aantal fouten per hoek die werden gemaakt door de proefpersonen onder de standaardcondities. De teststimuli in A-E zijn rechtsboven iedere figuur weergegeven en komen overeen met die uit figuur 1.2.



D



E

Fig. 1.3. (vervolg).

In figuur 1.3. is het aantal fouten weergegeven welke door alle 14 proefpersonen gezamenlijk onder de standaardcondities werd gemaakt. Dit voor de streep (A), het zigzagpatroon (B), de rij bollen (C) de twee niet-aaneengesloten bollen met een onderlinge afstand van 100 mm (D) en de twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 25 mm (E). Zo maakten bijvoorbeeld 9 van de 14 proefpersonen een onjuiste keuze wanneer

een streep werd gepresenteerd onder een hoek van 140° .

Per stimulus werden er 266 presentaties aangeboden. Het 95% betrouwbaarheidsinterval wat betreft het aantal fouten bedroeg 3.8 - 7.03 voor de streep. Bij het zigzagpatroon was dit 2.9-5.0, bij de rij bollen 3.7 -5.3 bij de twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm 6.5 - 9.8 en bij de twee niet-aaneengesloten bollen met een middelpuntsafstand van 25 mm 4.6 - 8.0.

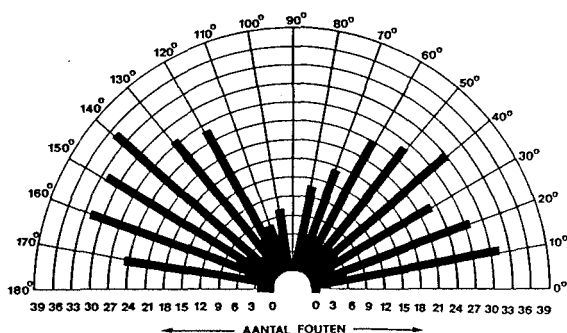
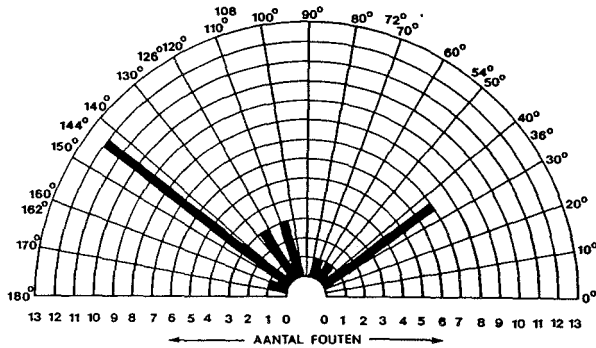


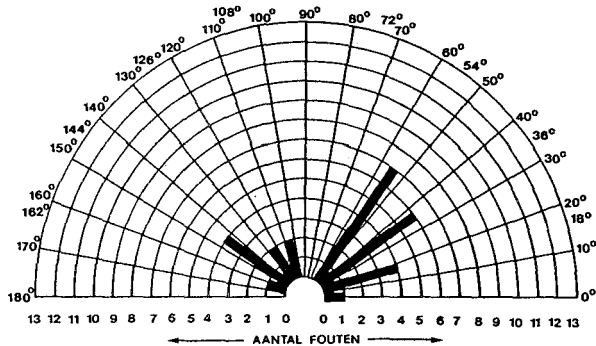
Fig 1.4. Verzamelfiguur waarin het totaal aantal fouten van alle proefpersonen voor alle stimuli per hoek zijn weergegeven.

Uit figuur 1.3. blijkt dat de vorm van de verzamelfiguren, ongeacht de gebruikte stimuli, min of meer gelijk is. Figuur 1.4. toont de verzamelfiguur waarbij het totaal aantal fouten van alle proefpersonen van alle stimuli per hoek zijn uitgezet. Het blijkt dat de meeste fouten werden gemaakt in de orientaties tussen de 10° - 60° in het rechterveld (168 fouten op een totaal van 396 fouten) en tussen de 120° - 170° (178 fouten op een totaal van 396 fouten). Geen enkele keer werd er een fout gemaakt rond de 90° terwijl

slechts 3 keer een stimulus met een orientatie van $0/180^\circ$ niet als zodanig werd geclassificeerd.



A



B

Fig. 1.5. Verzamelfiguren waarin het totaal aantal fouten van alle 14 proefpersonen per hoek zijn weergegeven voor de H-versie (A) en de V-versie (B) van de originele "line orientation test".

Uit eerdere studies (Andrews 1967, Bouma en Andriessen, 1970) was er al bekend dat de hellingsdetectie rond de vertikaal of horizontaal beter is dan rond de 45° of 135° . Appelle (1972) heeft aan dit fenomeen de term "oblique

effect" verbonden. In het volgende hoofdstuk zal hier nader op in worden gegaan. In de originele "line orientation test" wordt merkwaardig genoeg geen gewag gemaakt van een "oblique effect" (Benton 1978). Wanneer we het aantal fouten die in de "line orientation test" werden gemaakt per hoek weergeven (figuur 1.5.) dan blijkt dit wel degelijk het geval te zijn.

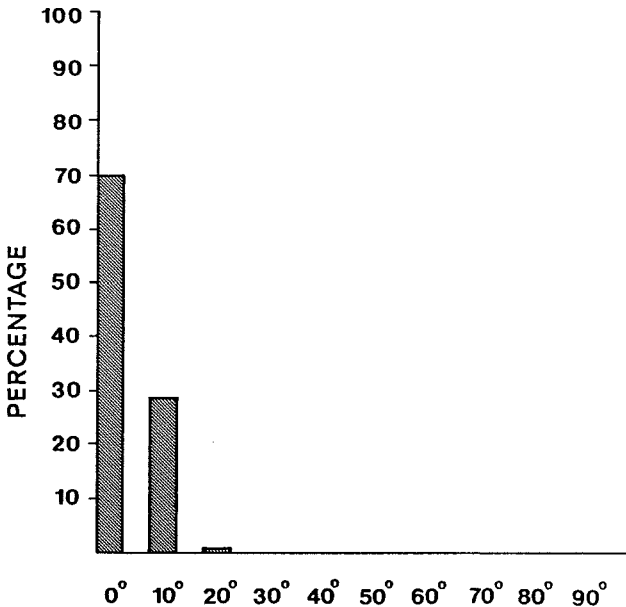


Fig. 1.6. Percentuele verdeling van het aantal gemaakte keuzen waarbij op de x-as de grootte van de fout is weergegeven. Dit voor het totaal aantal fouten van alle proefpersonen voor alle stimuli.

Tot zover de verdeling van de fouten over de verschillende orientaties. Figuur 1.6. geeft aan hoe groot de fouten zijn. Van alle gepresenteerde orientaties (1330) werden bij de 14 proefpersonen er 70% (934) juist aangegeven. Ten

opzichte van het totaal gepresenteerde orientaties werd er in 29% (386) van de gevallen een foute keuze gemaakt waarbij de afwijking van de juiste orientatie 10° bedroeg. In 0.8% (10) van de gevallen bedroeg de afwijking ten opzichte van de juiste orientatie 20° . De fouten van 20° waren gelijk verdeeld over alle teststimuli. Het was dus niet zo dat bij een bepaalde stimulus of in een bepaalde testsituatie er grotere fouten werden gemaakt.

Kort samengevat werd er in dit hoofdstuk een methodiek beschreven waarmee hellingsdetectie gekwantificeerd kan worden. Het bleek dat er in de "gemodificeerde Benton test" zeer zelden fouten worden gemaakt rond de 0° en 90° . Verder bleek dat fouten groter dan 10° zelden voorkomen (slechts in 10 van de 396 fouten). De verschillende vragen die hierdoor opgeroepen werden komen in de volgende hoofdstukken aan de orde.

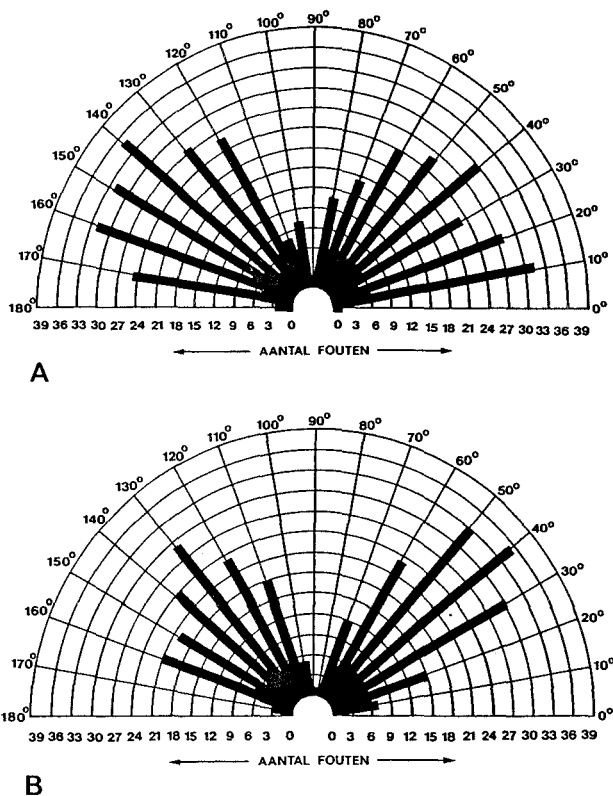
HOOFDSTUK 2. "HET OBLIQUE EFFECT".

Hieronder verstaat men o.a. het verschijnsel dat de nauwkeurigheid van de hellingsdetectie het grootst is wanneer de lijnstukken horizontaal of verticaal op de retina zijn geprojecteerd. Met andere woorden, het is gemakkelijker om te zien of er iets "uit het lood staat" dan of iets parallel is aan een hoek van 45°. Reeds in 1972 verscheen een uitvoerig overzichtsartikel over dit onderwerp (Appelle). Zo is het "oblique effect" niet alleen bekend bij de mens, maar ook bij de goudvis, de rat en de chimpansee (Appelle 1972). Ook bij de kat zijn er aanwijzingen voor het bestaan van een "oblique effect" (Vandenbussche 1983).

De eerste vraag die opkomt is in hoeverre de verticale en horizontale randen van de testkaart en de overwegend verticale en horizontale contouren in de experimentele ruimte, verantwoordelijk zijn voor het "oblique effect". Immers, het is niet uitgesloten dat deze contouren als externe referenties gebruikt worden bij de beoordeling van de helling van een lijnstuk.

Om dit na te gaan werden 13 proefpersonen opnieuw onderzocht, maar nu met de lange zijde van de testkaarten staande onder een hoek van 40°. Alle dertien personen hadden ook deelgenomen aan het in het vorige hoofdstuk beschreven onderzoek. Het 95% betrouwbaarheidsinterval van het aantal gemaakte fouten bedroeg 2.17 - 4.75 voor de streep, 3.13 - 5.32 voor de zigzaglijn, 2.71 - 6.05 voor de rij bollen, 4.40 - 7.30 voor de twee ver uit elkaar gelegen bollen en 5.16 - 7.14 voor de twee dicht bij elkaar gelegen bollen. Deze waarden liggen in dezelfde orde van grootte als die voor de standaardcondities. De gegevens van alle proefpersonen werden samen-

gevoegd in één figuur (Fig.2.1.).

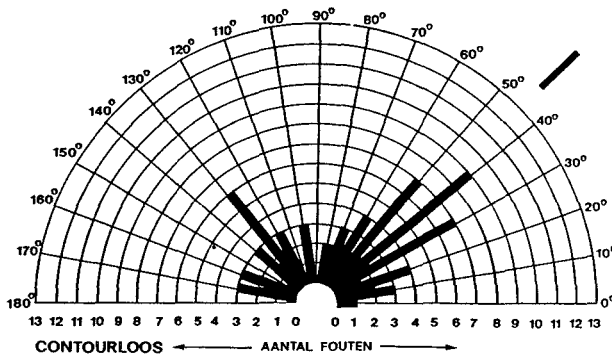


Figuur 2.1. Verzamelfiguren waarin het totaal aantal fouten door alle 13 proefpersonen gemaakt voor alle teststimuli per hoek is weergegeven. In A voor de standaardcondities en in B voor die situatie waarin de stimuluskaart een hoek van 40° maakte. De verzamelfiguur in A is identiek aan die van figuur 1.4.

Ter vergelijking is de verzamelfiguur, verkregen onder de standaardcondities, eveneens in de figuur opgenomen. Het aantal fouten dat gemaakt werd in beide testsituaties verschilde niet significant van elkaar. (Anova $F(1,116)=2.45$

$p > 0.12$). Van belang is dat de vorm van de "vlinderfiguur" in beide testsituaties hetzelfde is. Met andere woorden het oblique effect" is onafhankelijk van de rechte randen van de testkaarten.

In een tweede experiment werd er voor de proefopstelling een zwartgeverfd schot geplaatst met een ronde opening. Wanneer een proefpersoon door deze opening naar de proefopstelling keek was alleen de stimulus en de referentiefiguur zichtbaar. Noch de contouren van de testkaarten en de proefopstelling, noch de verticale of horizontale contouren van de experimentele ruimte waren voor de proefpersoon waarneembaar. In dit experiment werd alleen met de strepen getest. Wanneer het juist is dat de rechte contouren in de experimentele ruimte verantwoordelijk zijn voor het "oblique effect", dan zou men verwachten dat in deze testsituatie het aantal fouten rond de 0° en 90° toeneemt. Uit figuur 2.2. blijkt dat dit niet het geval is.



Figuur 2.2. Verzamelfiguur van de testsituatie waarin de proefpersonen geen gebruik konden maken van rechte contouren uit de omgeving. De stimulus was de streep. De resultaten van 13 proefpersonen is weergegeven.

Uit beide experimenten blijkt dat het oblique effect noch het gevolg is van de verticale en horizontale randen van de testkaarten, noch van de overwegend verticale en horizontale contrasten in de experimentele ruimte. Deze resultaten zijn in overeenstemming met onze bevindingen in een andere proefopzet waarin eveneens alle rechte contouren in de omgeving waren weg-gewerkt (Elferink en Van Hof 1988). Ook in die proefopzet vonden wij een oblique effect.

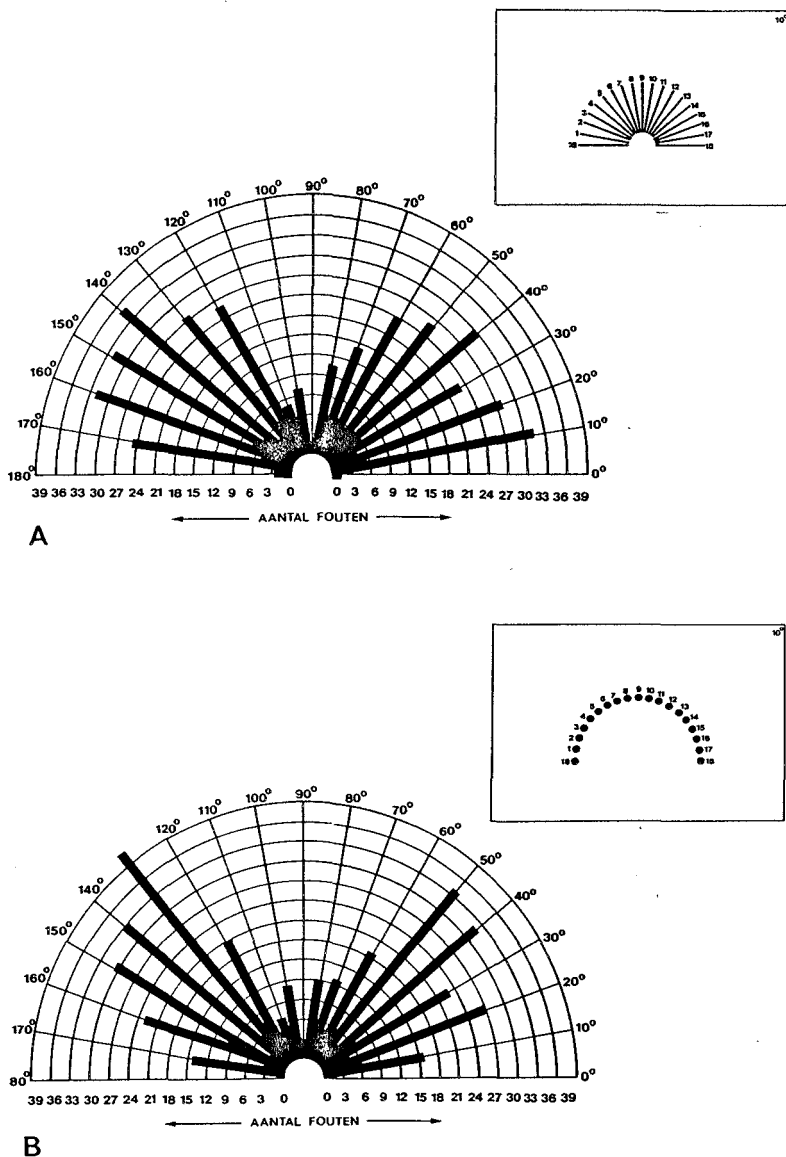
De tweede vraag, naar aanleiding van de resultaten beschreven in hoofdstuk 1, was welk neurofysiologisch substraat er aan het "oblique effect" ten grondslag kon liggen. Het "oblique effect" kan namelijk niet verklaard worden uit de optische eigenschappen van het oog (Campbell 1966, Mansfeld 1974). Het ligt voor de hand de verklaring te zoeken in de distributie van de "orientatie gevoelige cellen" in de primair visuele cortex. Immers, er zijn relatief veel orientatiegevoelige neuronen met een optimale ontladingsfrequentie voor stimuli met een orientatie rond de 0° en 90° . Dit bleek het geval te zijn bij het konijn (Oyster 1971, Berman en Murphy 1979, Swadlow 1988), de kat (Orban 1981, Berman 1981) en de aap (Mansfeld 1974, Blakemore 1981).

In het kader hiervan worden de stimuli bestaande uit twee ver uit elkaar gelegen bollen interessant (Zie fig (1.2.D)). Het is denkbaar dat neuronen niet alleen orientatie gevoelig zijn met betrekking tot rechte contrasten, maar ook ten opzichte van de orientatie van twee bollen, zoals weergegeven in figuur 1.2.D (Hughes 1971, Lagers-van Haselen, van Hof en Reuter 1989). Met dien verstande echter dat de afstand tussen de middelpunten van de bollen kleiner moet zijn dan de diameter van het receptieve veld. De grootte van de

receptieve velden bij de mens is niet bekend. Bij apen blijken orientatie gevoelige receptieve velden groter dan 10° zeldzaam te zijn (Hubel en Wiesel 1974, Zeki 1978, 1983). Dit betekent dat het onwaarschijnlijk is dat de twee ver uit elkaar gelegen bollen orientatie gevoelige cellen activeren (Scobey 1982). Peterhans (1988) vond bij de rhesusaap dat voor de orientatie gevoelige cellen in de primair visuele cortex (V1) de continuïteit van de contour van essentieel belang was. Orientatie gevoelige cellen in V2 daarentegen, waren even gevoelig voor een witte balk (2°) als voor een onderbroken balk van dezelfde lengte, bestaande uit drie stippen (doorsnede 0.2°). De hoekafstand tussen de stippen was 0.6° . Daarentegen werd er geen respons gezien wanneer alleen de buitenste stippen werden aangeboden (onderlinge afstand 1.2°). Het lijkt dus onwaarschijnlijk dat orientatie gevoelige cellen bij de mens betrokken zijn bij de hellingsdetectie van de twee bollen zoals weergegeven in fig 1.2.D.

Om dit nader te onderzoeken werd in de standaardprocedure de referentiefiguur vervangen door een aantal bollen, zoals te zien is in de inzet van figuur 2.3. De bollen (diameter 12 mm) lagen op een cirkelsegment zoals weergegeven in de inzet van figuur 2.3. De afstand van twee opeenvolgende bollen bedroeg 10° ten opzichte van een denkbeeldig middelpunt. Dit middelpunt en de straal van de cirkel was dezelfde als die voor het streepvormig lijnenpatroon.

In figuur 2.3. wordt de verzamelfiguur verkregen onder de standaardcondities, vergeleken met de verzamelfiguur verkregen onder die testsituatie, waarin de referentiefiguur bestond uit een rij bollen gelegen op een cirkelsegment met een separatie van 10° . De inzet in beide figuren laat de gebruikte referen-



Figuur 2.3. (A-B) Twee verzamelfiguren waarin het totaal aantal fouten van alle 14 proefpersonen voor alle stimuli per hoek zijn weergegeven. In A voor de standaardcondities waarin de referentiefiguur bestond uit een waaivormig streeppatroon en in B voor de situatie waarin de referentiefiguur uit een rij bollen bestond.

tiefiguren zien. Alle typen testkaarten werden gebruikt. Daar de vorm van de curves voor alle stimuli min of meer gelijk was, werden de gegevens van de afzonderlijke stimuli weer samengevoegd.

Het aantal gemaakte fouten onder de standaardcondities verschilde niet significant met die waarin het referentiepatroon uit een rij bollen bestond met een separatie van 10° (Anova $F(1,117) = 1.75$ $p > 0.001$). Het 95% betrouwbaarheidsinterval in de laatste testsituatie bedroeg 4.11 - 7.03 voor de streep, 2.87 - 5.27 voor de zigzaglijn, 2.99 - 5.43 voor de rij bollen, 4.75 - 7.67 voor de twee ver uit elkaar gelegen bollen en 4.07 - 6.60 voor de twee dicht bij elkaar gelegen bollen. De vorm van de verzamelcurves van de afzonderlijke stimuli was, zoals gezegd, min of meer gelijk. Dit betekent dat, ongeacht of het nu om een streep, een zigzaglijn, een rij bollen of twee niet-aaneengesloten bollen gaat, de stimuli in dezelfde mate werden beïnvloed wanneer de streepvormige referentiefiguur uit de standaardcondities vervangen werd door een rij bollen. Tenslotte waren er geen verschillen aantoonbaar tussen het rechter en linkerveld wat betreft het aantal fouten dat werd gemaakt.

Het lijkt uitgesloten dat bollen, gerangschikt zoals de referentiefiguur in figuur 2.3.B, ieder voor zich orientatie gevoelige cellen activeren. Aangezien onder deze omstandigheden ook sprake is van een "oblique effect", kan dit niet verklaard worden op basis van de distributie van de voorkeursorientaties van receptieve velden van de orientatie gevoelige neuronen in de visuele cortex. Reeds in 1972, schreef Appelle: "It has become increasingly more popular to account for orientation preferences as reported in behavioral literature in terms of these neurophysiological discoveries. Typically, it is assumed that preferences for horizontal and vertical orientations imply a

disproportionate number of cells optimally sensitive to stimuli in these preferred positions . The distributions of preferred orientation does seem to be disproportionate in optic fibers of octopus, rabbit ganglion cells, and at least some subcategories of units in cat visual cortex. An anatomical basis for a bias in the orientation systems of rat, cat, and monkey has been found histologically. In man, psychophysical, evoked potential, and microelectrode evidence converge to suggest biases in the human visual system as well. In all the cases the biases or disproportional distribution of analyzers have always favored the horizontal and vertical orientations at expense of obliques."

Deze problematiek lijkt nog steeds actueel. De experimenten in dit hoofdstuk beschreven tonen aan dat, althans bij de mens, het "oblique effect", voor zover het hellingsdetectie betreft, niet zonder meer toegeschreven mag worden aan een relatief hoog percentage orientatie gevoelige cellen waarvan de voorkeursorientatie horizontaal of verticaal is.

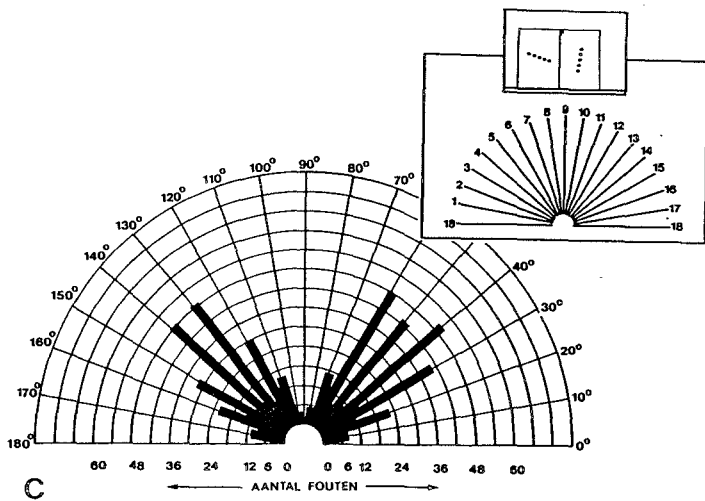
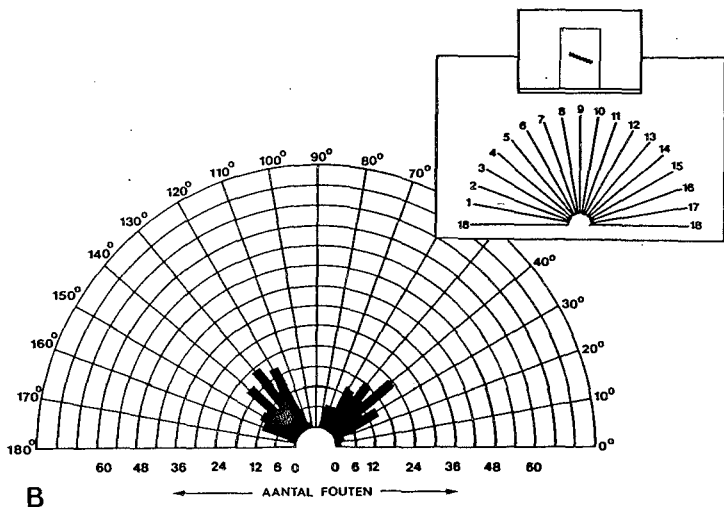
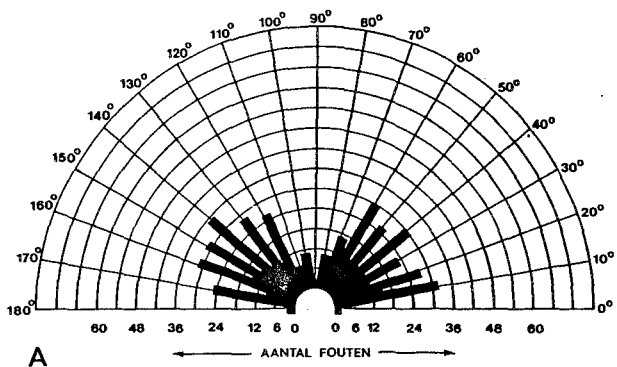
HOOFDSTUK 3. SUCCESSIEVE VERSUS SIMULTANE PRESENTATIE IN DE "GEMODIFICEERDE BENTON TEST".

In de originele "line orientation test" werden twee stimuli tegelijkertijd met de referentiefiguur aangeboden. De reden daarvoor was dat de simultane presentatie van één lijnstuk weinig discriminatief bleek te zijn (Benton 1975). In de "gemodificeerde Benton test" en de tot nu toe besproken varianten, werden de stimuli successievelijk aangeboden. Eerst werd de stimulus getoond, en pas wanneer de stimulus aan het oog van de proefpersoon was onttrokken, werd de referentiefiguur zichtbaar gemaakt.

Hier ligt het wezenlijke verschil met de oorspronkelijke test van Benton. Immers, in die test is de tijd die een proefpersoon ter beschikking heeft ongelimiteerd. De proefpersoon kan de blikrichting zolang heen en weer laten gaan tussen de teststimuli en de referentiefiguur als het hem goedgevindt. In beginsel ligt hier dus een mogelijkheid tot grote individuele verschillen. Immers, naar believen kan een proefpersoon willekeurige visuomotorische strategieën ontwikkelen die het vergelijkingsproces vereenvoudigen.

Het leek dan ook van belang na te gaan of een simultane presentatie van stimulus én referentiefiguur leidde tot hogere scores. Eerst werd per presentatie één stimulus aangeboden. Daarna werd een testsituatie toegepast waarin, evenals in de "line orientation test", simultaan twee teststimuli per presentatie werden aangeboden. Alle teststimuli uit fig. 1.2. werden gebruikt.

Fig. 3.1. (volgende bladzijde) Drie verzamelfiguren waarin het totaal aantal fouten van alle 14 proefpersonen voor alle teststimuli per hoek is weergegeven (A) onder de standaardcondities, (B) die situatie waarin één stimulus tegelijkertijd met de referentiefiguur werd aangeboden en (C) die situatie waarin twee stimuli tegelijkertijd met de referentiefiguur werden aangeboden.



In figuur 3.1. zijn de resultaten van de standaardprocedure (A) vergeleken met die situaties waarin de teststimuli in plaats van successief, simultaan met de referentiefiguur werden gepresenteerd. In situatie B werd één testkaart per presentatie aangeboden en betrof het 19 presentaties. In situatie C werden 18 presentaties aangeboden met twee teststimuli per presentatie. In het laatste geval lag het hoekverschil tussen de beide teststimuli vast. Zo werd bijvoorbeeld de 150° altijd samen met de 20° aangeboden. De score kwam op dezelfde wijze tot stand als in de originele "line orientation test". Dit hield in dat ongeacht of er in dezelfde presentatie één of twee stimuli verkeerd werden benoemd, dit als één fout werd gerekend.

De resultaten verkregen met alle teststimuli werden in dezelfde mate beïnvloed door de veranderde testsituatie. Om die reden werden de scores van alle stimuli binnen één testsituatie samengevoegd. De verschillen tussen de testsituaties (Anova $F(4,190) = 231.7$ $p > 0.0001$) waren significant. Uit figuur 3.1.(B) komt duidelijk naar voren dat er veel minder fouten werden gemaakt wanneer simultaan met de referentiefiguur één testkaart werd aangeboden dan wanneer dit successief geschiedde (fig.3.1.A). Het 95% betrouwbaarheidsinterval voor de testsituatie waarin één stimulus simultaan werd aangeboden lag tussen de 1.24 - 3.67 fouten, tegenover 4.6 - 7.2 voor de testsituatie onder de standaardcondities (fig.3.1.A). Het 95% betrouwbaarheidsinterval bij de simultane presentatie van twee testkaarten en de referentiefiguur bedroeg 3.82 - 7.3 (fig. 3.1.C).

Wanneer twee testkaarten simultaan met de referentiefiguur werden aangeboden lag het aantal fouten in dezelfde orde van grootte als die verkregen onder de standaardcondities. In totaal werden er 1260 presentaties aan-

geboden. Daarvan waren er 387 fout (31%). In 332 gevallen werd één van de stimuli fout geklassificeerd en bij 55 presentaties werden beide stimuli fout benoemd. Deze dubbele fouten waren gelijkelijk verdeeld over alle stimuli en werden vooral gemaakt wanneer één der beide stimuli rond de 30°-60° en rond de 130°-150° was georiënteerd. In 50% van de gevallen waarin dubbele fouten werden gemaakt was de grootte en de richting van de fout voor beide teststimuli gelijk. Dit was met name het geval indien het hoekverschil tussen de aangeboden stimuli kleiner dan of gelijk was aan 30°. Wanneer we het percentage fouten ten opzichte van het totaal aantal gepresenteerde stimuli uitdrukken is dit $442/2520 \times 100\% = 17.5\%$. De score verkregen bij de simultane presentatie van twee testkaarten valt dan veel gunstiger uit ten opzichte van die onder de standaardcondities (30%).

Analoog aan de resultaten van Benton (1975) vonden we dus dat de simultane presentaties van de referentiefiguur en twee stimuli een moeilijker taak is dan de simultane presentatie van de referentiefiguur met één stimulus. Met andere woorden, de beoordeling van de oriëntatie van een stimulus verandert in aanwezigheid van een tweede stimulus. Dit fenomeen staat bekend onder de verwarrende naam "tilt-contrast" (Howard 1982) en "tilt-illusion" (Magnussen 1985). Optische aberraties van het visuele systeem kunnen de "tilt-illusion" maar ten dele verklaren (Howard 1982 p 163). Het neurofysiologisch substraat voor de "tilt-illusion" is onbekend. Het is wel gesuggeerd dat de adaptatie van oriëntatie gevoelige neuronen en/of laterale inhibitie tussen oriëntatie gevoelige neuronen een rol zouden spelen (Howard 1982 p156-175, Carpenter 1973). Zo dit het geval was zou men verwachten dat de beoordeling van de stimulus met de twee ver uit elkaar gelegen bollen niet onderhevig is aan de tilt illusion. Gezien hetgeen in het hoofdstuk

betreffende het "oblique effect" gezegd is over de relatie tussen de orientatie, gevoelige cellen en hellingsdetectie, lijkt dit niet waarschijnlijk.

Simultane presentatie van teststimuli en referentiepatroon lijkt dus de resultaten te verbeteren. Echter, dit effect wordt weer te niet gedaan wanneer twee teststimuli tegelijk worden aangeboden. Gegeven de "tilt-illusion" wordt in de originele "line orientation test", waarin twee stimuli simultaan met referentiefiguur worden aangeboden, een onduidelijke hypothetische factor geïntroduceerd. Gezien het bovenstaande verdient het aanbeveling om in testen betreffende hellingsdetectie met één lijnstuk te werken.

HOOFDSTUK 4. DE KLINISCHE TOEPASBAARHEID VAN DE "GEMODIFICEERDE BENTON TEST".

Een van de doelstellingen bij de ontwikkeling van de "gemodificeerde Benton test" was dat deze klinisch toepasbaar moest zijn. De standaardcondities zijn aan het ziekbed niet altijd realiseerbaar. In dat geval is het van groot belang te onderzoeken welke parameters, die aan het ziekbed aan verandering onderhevig zouden kunnen zijn, invloed hebben op de testuitslag. Om dit te onderzoeken ondergingen dezelfde veertien proefpersonen die de standaardprocedure hadden ondergaan een aantal testsituaties, waarbij steeds bepaalde condities ten opzichte van de standaardprocedure werden veranderd.

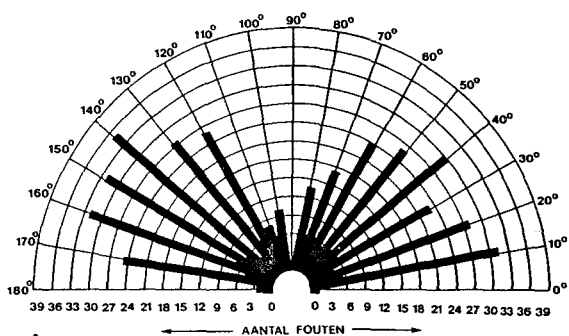
Bij alle veertien proefpersonen werden de volgende situaties bestudeerd:

- A: De standaardprocedure.
- B: Alle teststimuli werden aangeboden, maar nu met blad A (Fig.1.1.) in een verticale stand. Dit imiteert de meest extreme situatie waarin een halfliggende patient de figuren ziet.
- C: De teststimuli werden op de gebruikelijke wijze aangeboden, maar, de proefpersoon lag in een bed.
- D: De proefpersoon droeg een bril van +10 dioptrieën voor beide ogen gedurende de presentatie van alle stimuli. Dit werd gedaan om de betekenis van de refractie op hellingsdetectie na te gaan.
- E: Alle teststimuli werden aangeboden terwijl de proefpersoon op een afstand van 2.5 m voor de proefopstelling zat.
- F: Alle stimuli waren gedurende 0.1 sec te zien.

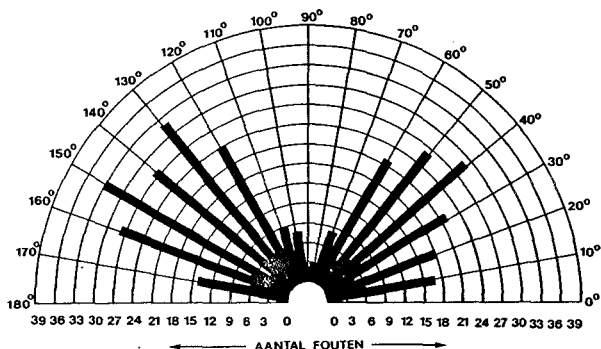
- G: De verlichtingssterkte van 850 lux werd naar 44 lux teruggebracht.
- H. Alle stimuli werden aangeboden, maar nu werden 36 i.p.v. 19 presentaties gegeven.

Daar de vorm van de verzamelfiguren onder deze testcondities min of meer dezelfde was, ongeacht of het nu om een streep, een zigzaglijn, een rij bollen of twee bollen ging en dit ook gold voor de bovengenoemde testsituaties, zijn in de volgende figuren het totaal aantal gemaakte fouten per hoek weergegeven voor alle proefpersonen en voor alle teststimuli. In de figuren 4.1. en 4.2. zijn de verzamelfiguren weergegeven voor de standaardprocedure en de bovengenoemde varianten daarop.

De scores tussen de testsituaties verschilden significant (Anova $F(7,535)=19.72$ $p>0.0001$). Er bestond geen interactie tussen de verschillende testsituaties en stimuli. Dat wil zeggen dat voor alle stimuli gold dat zij in dezelfde mate werden beïnvloed wanneer de standaardprocedure gewijzigd werd. Verdere analyse liet zien dat dit verschil berustte op een afwijkend aantal fouten in de situatie waarin 36 in plaats van 19 presentaties werden aangeboden (Anova $F(1,535)=16.13$ $p>0.0008$) en in de situatie waarin de verlichtingssterkte gereduceerd was tot 44 lux (Anova $F(1,535)=16.13$ $p>0.0008$). Dit ten opzichte van de standaardprocedure. Dat er meer fouten werden gemaakt wanneer er 36 presentaties werden aangeboden is niet onbegrijpelijk. Daarbij bleek het verschil tussen de individuen die weinig fouten maakten en degenen die veel fouten maakten toe te nemen. Dit komt later nog aan de orde. Verrassend was dat er bij een lage verlichtingssterkte minder fouten werden gemaakt. Ook dit wordt later nog besproken.



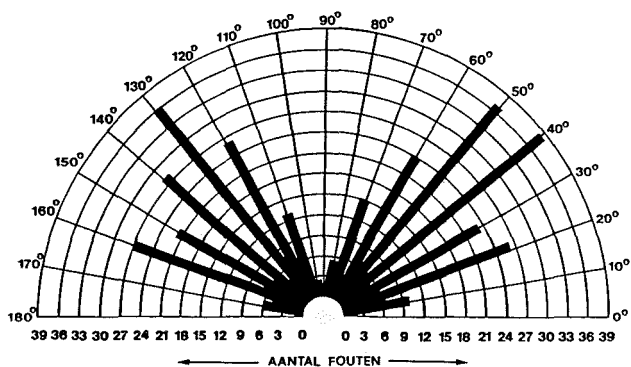
A



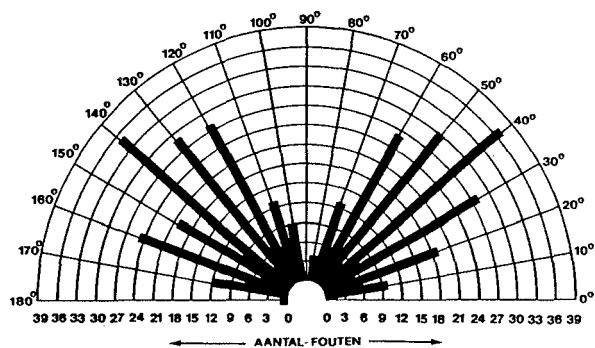
B

Fig.4.1. Verzamelfiguren waarin het totaal aantal fouten door alle proefpersonen gemaakt voor alle teststimuli per hoek is weergegeven voor:

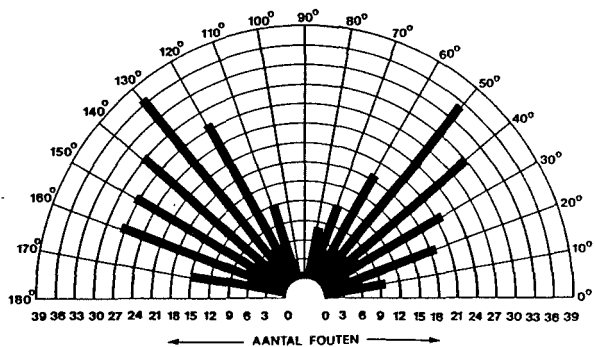
- A) de standaardcondities,**
- B) die situatie waarin de helling van het grondvlak veranderd is,**
- C) die situatie waarin de proefpersonen in bed liggen,**
- D) die situatie waarin de proefpersonen gedefocusseerd waren,**
- E) die situatie waarin de afstand van de proefpersoon tot de teststimuli 2,5 m bedroeg,**
- F) die situatie waarin de stimulus gedurende 0.1 sec te zien was,**
- G) die situatie waarin de verlichtingssterkte gereduceerd was van 850 naar 44 lux.**



C

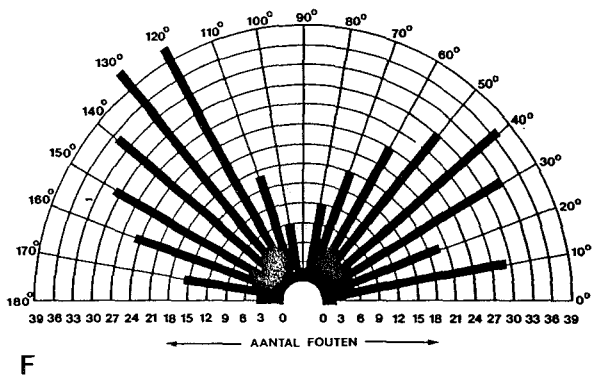


D

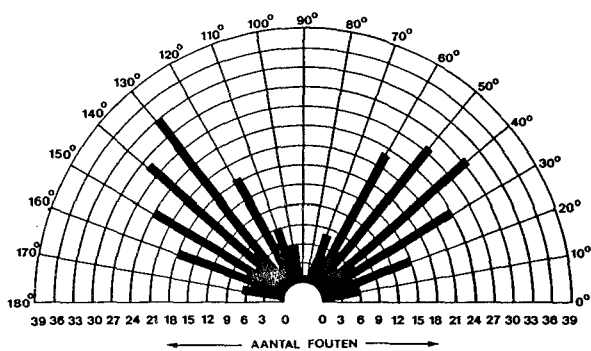


E

Figuur 4.1. (vervolg)

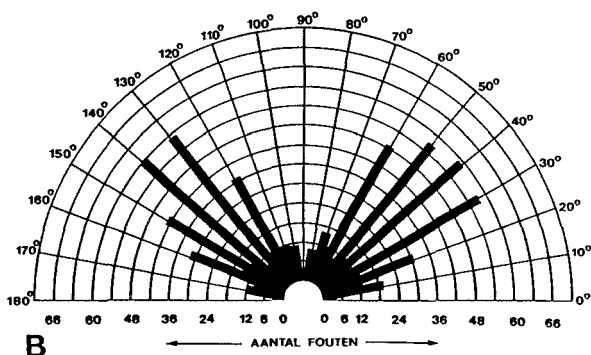
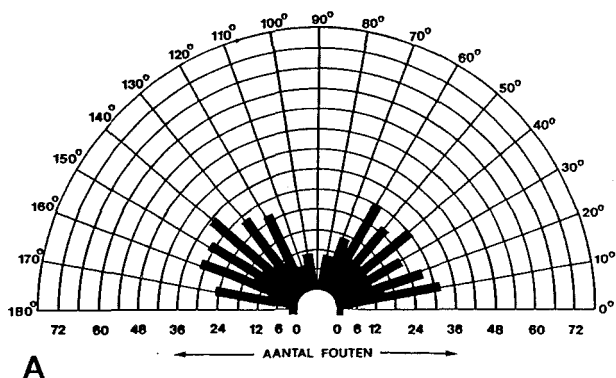


F



G

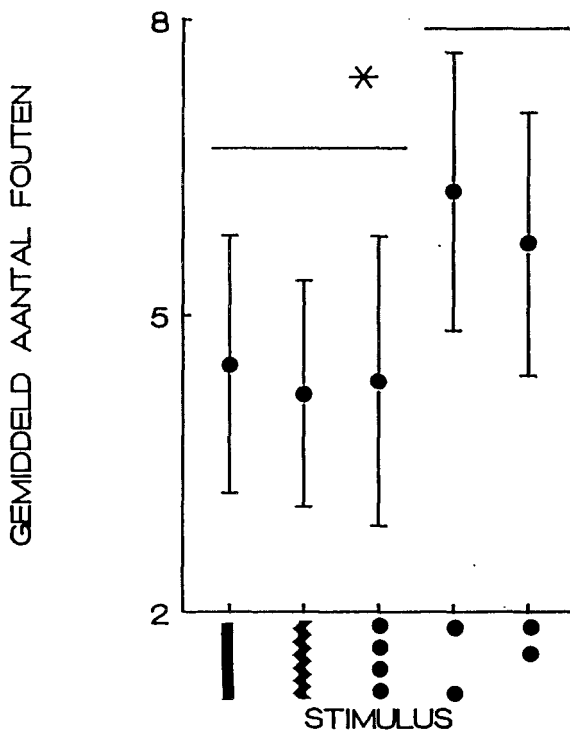
Figuur 4.1. (vervolg)



Figuur 4.2. Verzamelfiguren als in figuur 4.1. waarbij de resultaten verkregen onder de standaardcondities (A) vergeleken worden met die situatie waarin 36 presentaties werden aangeboden (B). Voor de duidelijkheid is hierbij de schaal aangepast.

Daar alle stimuli in dezelfde mate werden beïnvloed in een gegeven testsituatie, zijn de scores van alle testsituaties voor dezelfde stimulus samengevoegd. Dit met uitzondering van de testsituatie waarin er 36 presentaties werden aangeboden, gezien de grote spreiding in deze testsitua-

tie. Figuur 4.3. laat de gemiddelde scores zien. De scores tussen de gebruikte stimuli bleken significant te verschillen (Anova $F(4,535)=17.58$ $p>0.0001$). Dit verschil bleek te berusten op de hogere score van de twee niet-aaneengesloten bollen met een separatie van 100 en 25 mm (Student 's test met Bonferroni correctie $p<0.05$). Tenslotte bleken de scores tussen de individuen significant te verschillen (Anova $F(13,535)=18.53$ $p>0.0001$).



Figuur 4.3. Gemiddeld aantal fouten en tweemaal de standaardfout per stimulus. De scores van alle testsituaties zijn samengevoegd (* = significant voor $p<0.05$, $n=14$).

Wanneer de verlichtingssterkte sterk werd gereduceerd bleek dat er significant minder fouten werden gemaakt. Echter dit effect was niet omvangrijk. Gemiddeld werden er 5.7 fouten gemaakt in de standaardprocedure en 4.0 in de condities waarin de verlichtingssterkte 44 lux bedroeg. Wanneer uit voorgezet onderzoek blijkt dat deze bevinding consistent is, dan is het van belang de oorzaken hiervan nader te analyseren. In dit proefschrift is hiervan verder afgezien. Wel lijkt het van belang de verlichtingssterkte te standaardiseren.

Het aantal presentaties dat werd aangeboden bleek ook van invloed op de testuitslag. Het ligt voor de hand dat er meer fouten worden gemaakt wanneer er meer presentaties worden aangeboden. Echter, wanneer er 36 in plaats van 19 presentaties werden gegeven bleek het aantal fouten niet tweemaal zo groot te zijn. In de situatie waarin er 36 presentaties werden aangeboden bedroeg het percentage fouten 22%, terwijl dit 30% was onder de standaardcondities. Ook werden er in de eerste 18 presentaties niet meer of minder fouten werden gemaakt dan tijdens de laatste 18 presentaties. Mogelijk is dit te wijten aan het feit dat eenzelfde orientatie tweemaal wordt gepresenteerd. Een voorbeeld moge dit verduidelijken. Stel een zigzaglijn met een hoekstand van 40° wordt aangeboden en de proefpersoon geeft een hoekstand van 50° aan. Aangezien de proefpersoon niet weet dat de keuze onjuist was, zal hij, wanneer enkele presentaties later wel de zigzaglijn onder een hoek van 50° wordt aangeboden, eerder geneigd zijn aan te geven dat de zigzaglijn die nu aan hem gepresenteerd wordt, niet onder een hoek van 50° staat. Dit geldt des te sterker wanneer de onzekerheid over een juiste hoekstand, zoals rond de 45° en 135° , toeneemt. Wanneer een proefpersoon echter weet dat eenzelfde orientatie twee keer wordt aangeboden, is het

aannemelijk dat hij geneigd is te redeneren dat de zigzaglijn met een hoekstand van 50° voor de tweede keer wordt aangeboden. Nader onderzoek zal de juistheid van deze veronderstelling moeten uitwijzen.

Wanneer we de bovenbeschreven resultaten samenvatten dan is het voor de toepassing bij bedlegerige patienten van belang dat:

1. De testuitslag ongevoelig is voor de hoek waaronder de testkaarten worden aangeboden. Immers, het is niet altijd mogelijk een patient zittend te testen.
2. Noch afstand, noch defocussing binnen het onderzochte bereik van invloed is op de testuitslag. Wanneer een patient aangeeft de referentiefiguur en de cijfers te zien is dat voldoende.
3. De presentatieduur niet kritisch is: een presentatieduur van 0.1 sec geeft geen aanleiding tot slechtere resultaten dan een presentatieduur van 1 sec.
4. Daarentegen dienen de verlichtingssterkte en het aantal presentaties te worden gestandaardiseerd.

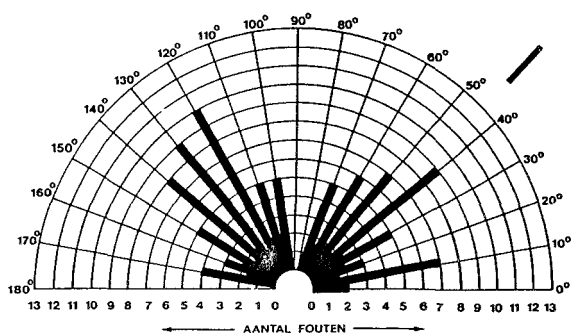
Na deze inventarisatie hebben we de "gemodificeerde Benton test" daadwerkelijk aan het ziekbed toegepast. Het was slechts de bedoeling in een voorstudie na te gaan of de test in de praktijk goed uitvoerbaar was. Vandaar dat de keuze van de patienten niet primair gericht was op verder onderzoek betreffende lateralisatie van hellingsdetectie. Ook is niet geprobeerd om onderzoek bij deze patienten te verrichten op de wijze beschreven in hoofdstuk 6 en 7.

Veertien patienten werden onderzocht. Deze waren slechts geselecteerd op basis van de aanwezigheid van een al of niet verbeterende, halfzijdige, verlamming. Negen patienten hadden een linkszijdig- en vijf patienten een rechtszijdig hemibeeld. Geen van de patienten had een hemianopsie. De leeftijd varieerde van 25 tot 82 jaar (gemiddelde leeftijd en standaarddeviatie 65.2 ± 13.3). De groep bestond uit 6 vrouwen en 8 mannen. De standaardprocedure werd gevolgd met dien verstande, dat slechts twee stimuli werden gebruikt. Eerst werd met de streep getest, daarna met de twee bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm. De duur van de test bedroeg maximaal 20 min. De resultaten bij de patienten verkregen werden vergeleken met een groep van veertien gezonde proefpersonen, gelijkelijk verdeeld naar leeftijd en geslacht (gemiddelde leeftijd en standaarddeviatie 63.9 ± 12.3).

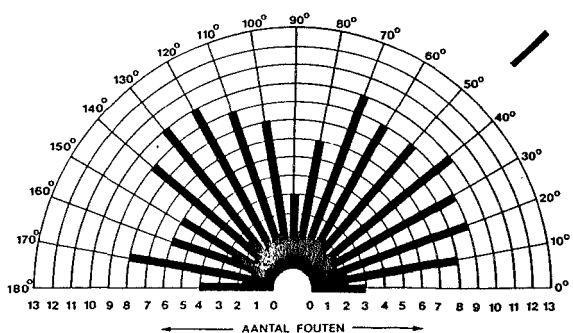
De toepassing van de "gemodificeerde Benton test" aan het ziekbed stuitte nauwelijks op praktische problemen. Slechts één keer bleek het niet mogelijk de test uit te voeren. Het betrof hier een patiente met een ernstig gestoord begrip.

Noch in de controlegroep, noch in de patientengroep was het aantal fouten gecorreleerd met leeftijd en geslacht. Bij de patienten bestond er eveneens geen relatie tussen de aangedane kant en de score.

In figuur 4.4. worden de verzamelfiguren van de controlegroep en patienten met elkaar vergeleken. De gebruikte stimulus was een streep. In beide groepen was de vorm van de figuur symmetrisch. Het 95% betrouwbaarheidsinterval wat betreft het aantal fouten bedroeg 5.31 - 7.96 in de controlegroep en 10.74 - 14.06 in de patientengroep. Tevens blijkt dat patienten meer



A



B

Figuur 4.4. Verzamelfiguur waarin het totaal aantal fouten door alle proefpersonen gemaakt voor de streep per hoek is weergegeven voor:

A) Een controlegroep van veertien gezonde proefpersonen.

B) Veertien patienten met een halfzijdige verlamming.

fouten maken rond de 0° en 90° (6.3 % van alle fouten) in vergelijking met de controlegroep (2.2%). Er was nog een bijzonderheid. Figuur 4.5. laat dit zien. Hierin is de percentuele verdeling van het aantal gemaakte keuzen weergegeven op de y-as en de grootte van de fout op de x-as. Het per

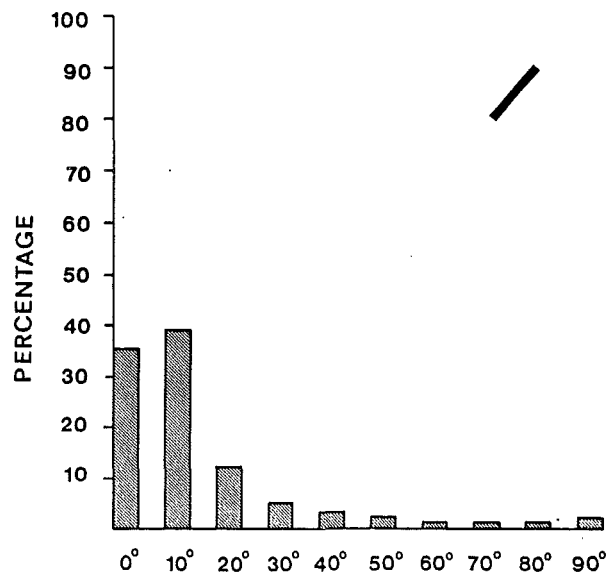
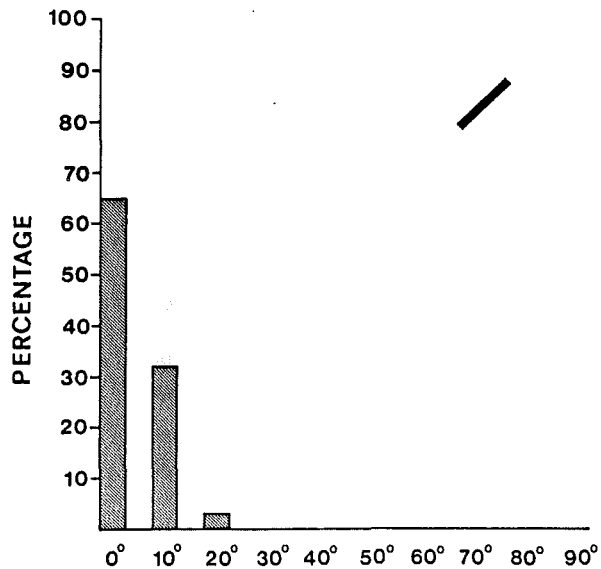
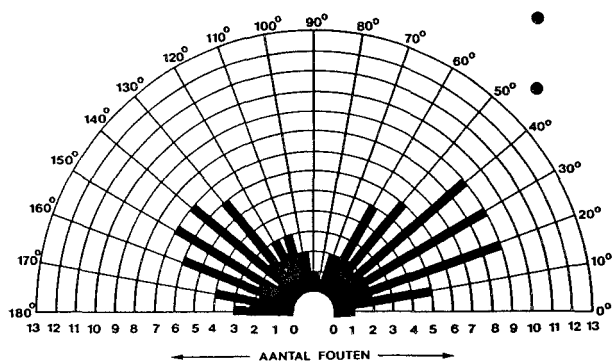
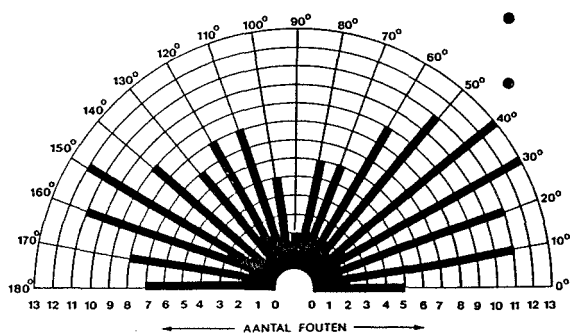


Fig. 4.5. Percentuele verdeling van het aantal gemaakte keuzen waarbij op de x-as de grootte van de fout is weergegeven. De stimulus was de streep. In A zijn de resultaten van de controlegroep weergegeven, in B die van de patienten.

centage juiste keuzen bedroeg 65% in de controlegroep en 34,6% in de patientengroep. Bijzonder was dat er in de patientengroep frequent fouten werden gemaakt groter dan 20°. In de controlegroep was dit 8% en bij de groep patienten 40,8% (percentage ten opzichte van het totaal aantal gemaakte fouten). Afwijkingen groter dan 20° werden in de controlegroep niet gevonden.



A



B

Figuur 4.6. Verzamelfiguren voor dezelfde groepen als in figuur 4.4., maar nu is het totaal aantal fouten voor de twee bollen per hoek weergegeven.

De resultaten met de bollen zijn min of meer hetzelfde. Figuur 4.6. geeft de verzamelfiguren voor de twee ver uit elkaar gelegen bollen. Het 95% betrouwbaarheidsinterval voor de bollen bedroeg 4.59 - 8.27 voor de controlegroep en 9.64 - 13.78 voor de patienten. Het aantal fouten rond de 0° en 90° ten opzichte van het totaal aantal fouten bedroeg 5.6% in de controlegroep en 8.6.% in de patientengroep.

Figuur 4.7. geeft de percentuele verdeling weer van het aantal keuzen in relatie tot de grootte van de fout voor de twee bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm. Het percentage juiste keuzen bedroeg 66.2% in de controlegroep en 38.3% in de patientengroep. Het percentage foute keuzen $\geq 20^\circ$ bedroeg 16.7% in de controlegroep en 48.2% bij de patienten. Eenmaal werd een afwijking van 30° in de controlegroep gevonden.

In dezelfde groep werden er dus evenveel fouten gemaakt voor de streep als voor de twee ver van elkaar gelegen bollen. Voor normale proefpersonen is een foute keuze groter dan 20° een zeldzaamheid. Het aantal foute keuzen heeft eveneens discriminatieve waarde. Wanneer er meer dan 9 fouten worden gemaakt wordt het 95% betrouwbaarheidsinterval van de controlepersonen voor beide stimuli overschreden. In de patientengroep kwam dit frequent voor.

Nogmaals zij erop gewezen dat het niet de bedoeling was om een onderzoek naar lateralisatie van hellingsdetectie te verrichten. De diversiteit van de patientengroep zou dit ook niet toelaten. Ook is het de vraag in hoeverre de beschreven verschillen tussen de patienten en controlegroep specifiek zijn voor hellingsdetectie. Het is niet ondenkbaar dat aandachtsstoornissen of

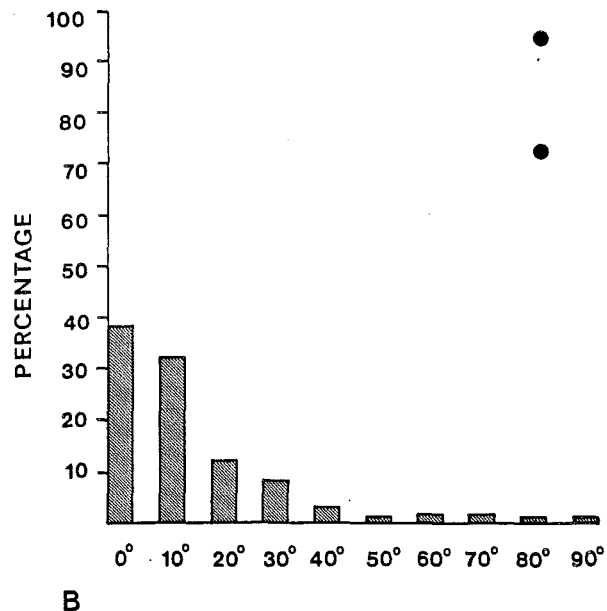
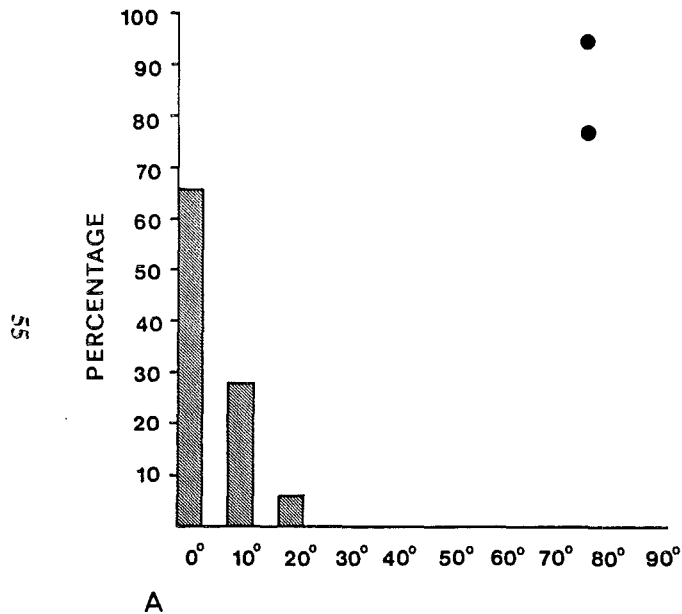


Fig. 4.7. Dezelfde figuur als figuur 4.6., maar nu bestond de stimulus uit twee ver uit elkaar gelegen bollen.

ziekenhuisopnames de verschillen tussen beide groepen verklaren. Verder onderzoek moet dit uitwijzen.

Ook is het van belang in dit vervolgonderzoek aandacht te besteden aan de verticale en horizontale randen van de testkaarten en de rechte contouren van de omgeving. Weliswaar is in hoofdstuk 2 gebleken dat bij normale proefpersonen de verticale en horizontale contouren niet verantwoordelijk zijn voor het "oblique effect", maar dat wil nog niet zeggen dat dit ook geldt voor patiënten met een hersenletsel. Immers, gezien het hogere aantal fouten dat gemaakt werd in de patiëntengroep, zou het wel eens zo kunnen zijn, dat bij een laesie in het centrale zenuwstelsel van een andere strategie gebruik wordt gemaakt. Het is niet uitgesloten dat de rechte contouren in de omgeving onder deze omstandigheden wel een rol gaan spelen. Dit is eenvoudig na te gaan door bij de test alle rechte verticale en horizontale contrasten weg te werken.

Tevens zal bij voortgezet patiënten onderzoek moeten blijken of de testsituatie, waarbij de referentiefiguur bestaat uit een rij bollen gelegen op een halve cirkel, een gevoeliger maat is voor een stoornis in hellingsdetectie. Het is immers heel goed mogelijk, dat een gedeeltelijke laedering van de neuronale structuren betrokken bij hellingsdetectie in deze situatie, waarin een hoger abstractieniveau is vereist, een gestoorde hellingsdetectie eerder tot uiting zal komen.

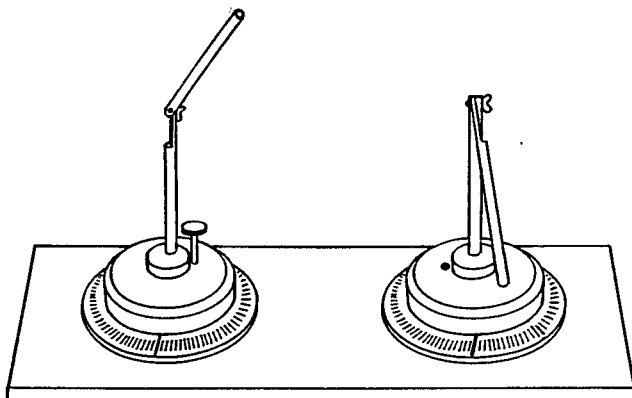
Een ander onderwerp, dat eveneens de aandacht van een vervolgstudie verdient, is de vraag of perifere stoornissen een gestoorde hellingsdetectie kunnen verklaren. In studies betreffende de hellingsdetectie wordt er

doorgaans veel aandacht besteed aan hemisfeer laesies, terwijl er weinig bekend is over hellingsdetectie bij geïsoleerde oogbewegingsstoornissen, stoornissen in de proprioceptie, of stoornissen van het vestibulaire apparaat. In het kader hiervan is het ook goed te bedenken dat vanuit de temporo-parietale cortex tal van efferente verbindingen projecteren naar gebieden in de hersenstam en naar het ruggemerg, die betrokken zijn bij de vestibulo-oculaire reflexen, de gladde volgbewegingen van de ogen en de hoofdbewegingen (Faugier 1989). Jeannerod (1986) beschrijft dat bij normale proefpersonen, die een punt moesten localiseren in de ruimte, de nauwkeurigheid van de localisatie afneemt, wanneer het hoofd gefixeerd is. Met name nam de nauwkeurigheid af wanneer de te localiseren punten zich verder van de middellijn van de proefpersoon bevond. Wanneer het hoofd niet gefixeerd was, bleek dit veel minder het geval te zijn.

Het is dus niet ondenkbaar dat de gevonden afwijkingen bij de hemiplegische patiënten beruhten op een gestoorde coordinatie van de hoofd- en oogbewegingen op basis van de hersenlaesie. Dan zou men verwachten dat er een verschil te zien is tussen de afwijkingen in het veld aan de hemiplegische zijde en de niet-aangedane zijde. Dit blijkt niet het geval. Een gedetailleerde studie zal pas tot absolute uitspraken in deze kunnen leiden.

HOOFDSTUK 5. BESTAAT HET "OBLIQUE EFFECT" OOK IN DE HAPTISCHE RUIMTE?

In de vorige hoofdstukken bleek dat zowel in de oorspronkelijke test volgens Benton, als in de hiervoor beschreven modificatie daarvan, een duidelijk "oblique effect" aanwezig was. De vraag kwam op of dit "oblique effect" specifiek is voor de visuele ruimte of dat dit ook bestond in de haptische ruimte. Vanzelfsprekend gingen hierbij de gedachten uit naar de "rod orientation test" van De Renzi (1971).



Figuur 5.1. De originele "rod orientation test". De linker constructie is het voorbeeld. In dit geval maakt het voorbeeld een hoek van 130° in het verticale vlak en een hoek van 320° in het horizontale vlak. De rechter staafjes staan in de uitgangspositie. Een proefpersoon wordt verzocht het voorbeeld in dezelfde stand te zetten.

Figuur 5.1. toont de oorspronkelijke "rod orientation test". Op een grondplaat (39 x 15 cm) zijn op een afstand van 21 cm twee identieke constructies

bevestigd. Elke constructie bestaat uit twee aluminium staven. De verticale staaf (15 cm lang) roteert om zijn lengteas. De tweede staaf, eveneens 15 cm lang, scharniert in het bovenste uiteinde van de verticale staaf. Op deze manier is er zowel beweging mogelijk in het horizontale als in het verticale vlak. De bedoeling is dat één van de constructies als voorbeeld fungeert terwijl de andere constructie door de proefpersoon in dezelfde stand moet worden gezet als het voorbeeld. Dit kan zowel onder visuele als onder tactiele controle plaatsvinden. Een proefpersoon zit daarbij in een leunstoel en wordt verzocht de romp niet te bewegen. Hoofd- en oogbewegingen zijn toegestaan. De maximale hoek in het verticale vlak bedraagt 180°. In het horizontale vlak is een rotatie van 0° tot 360° mogelijk. In de situatie van figuur 5.1. bijvoorbeeld, heeft het voorbeeld in het verticale vlak een hoek van 130° en in het horizontale vlak een hoek van 320°. Er worden 5 presentaties aangeboden. De stand van het voorbeeld is daarbij:

	Verticaal	Horizontaal
--	-----------	-------------

- | | | |
|----|------|------|
| 1) | 90° | 180° |
| 2) | 45° | 90° |
| 3) | 130° | 320° |
| 4) | 60° | 160° |
| 5) | 150° | 230° |

Zoals gezegd, wordt de proefpersoon verzocht de andere constructie in dezelfde stand als het voorbeeld te zetten. De te bewegen staaf staat altijd in dezelfde uitgangspositie: naar de proefpersoon toe en naar beneden gericht (figuur 5.1). In de visuele versie van de "rod orientation test" heeft de proefpersoon de ogen open en mag het voorbeeld niet aangeraakt worden.

In de tactiele versie houdt de proefpersoon de ogen gesloten. In het laatste geval mag de proefpersoon het voorbeeld onbeperkt palperen en vergelijken met de stand van de kopie. Er bestaat geen tijdslimiet. Het absolute hoekverschil tussen de stand van het voorbeeld en de kopie wordt gemeten met behulp van een gradenboog. De gemiddelde absolute afwijking over vijf presentaties wordt bepaald. Wat hiermee bedoeld wordt, laat zich illustreren aan de hand van een voorbeeld. Stel een proefpersoon heeft de kopie in het verticale vlak in een zodanige stand gezet dat deze respectievelijk 5, -2, 3, -2, en -4 graden afwijkt van het voorbeeld. De gemiddelde absolute fout bedraagt dan 3.2°. Op dezelfde wijze wordt de afwijking in het horizontale vlak weergegeven. Voor nadere details zij verwezen naar het oorspronkelijke artikel van De Renzi (1971).

Bij de bespreking van deze test stelde De Renzi (1971) dat met behulp van de "rod orientation test" het vermogen tot ruimtelijke orientatie gekwantificeerd kon worden. Impliciet ging hij er daarbij vanuit dat hellingsdetectie van lijnsegmenten ten grondslag ligt aan ruimtelijke orientatie.

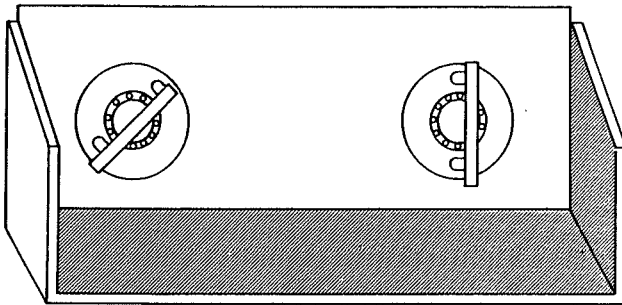
De klinische toepassing van de "rod orientation test" is o.a. door Meerwaldt (1982, 1983, 1984 en 1988) verder uitgewerkt. Beide auteurs voelen zich gesteund in de juistheid van de veronderstellingen dat hellingsdetectie een onderdeel is van ruimtelijke orientatie door het feit dat patienten met een laesie in het achterste deel van de rechter hemisfeer in de test slechtere prestaties leveren dan patienten met een overeenkomstige laesie in de linker hemisfeer. Immers, reeds lang bestond het vermoeden dat stoornissen in de ruimtelijke orientatie met name optreden bij laesies in het achterste deel van de rechter hemisfeer (Bender 1948, McFie 1950, Benton 1969, Newcombe 1969, Carmon en Warrington 1970). Merkwaardig genoeg besteed noch De

Renzi, noch Meerwaldt aandacht aan het "oblique effect".

Echter, doordat de "rod orientation test" driedimensionaal is, is een vergelijking met de "gemodificeerde Benton test" niet goed mogelijk. Een ander bezwaar is, dat de individuele scores in twee getallen worden uitgedrukt, hetgeen de vergelijking met de "gemodificeerde Benton test" eveneens niet bevordert. In een voorstudie bleek bovendien dat de afwijkingen regelmatig grote uitschieters vertoonden. Praktisch gezien bleek dat de "rod orientation test" geen snel uit te voeren test was, wat waarschijnlijk de reden is dat maar een beperkt aantal hoeken wordt onderzocht. Uitspraken over de aanwezigheid van een "oblique effect" in de tactiele of visuele versie van de "rod orientation test" zijn dan ook niet goed mogelijk.

Deze overwegingen hebben ertoe geleid dat we een tweedimensionale "rod orientation test" hebben gebruikt die beter vergelijkbaar is met de "gemodificeerde Benton test". Figuur 5.2. laat de tweedimensionale "staaf orientatie test" zien van de zijde waar de proefpersoon zich bevindt. In de verticale wand (60 x 28 cm) zijn twee perspex constructies aangebracht. Elke constructie bestaat uit een staaf (15 cm lang, diameter 2 cm) en een bevestigingsgedeelte. De bevestiging is zodanig, dat uitsluitend een rotatie van de staafjes in het frontale vlak mogelijk is. Deze rotatie verloopt zeer soepel dankzij een kogellagersysteem. De afstand tussen de beide constructies bedraagt 40 cm. De bodemplaat (60 x 32 cm) kan ook als dekplaat dienen. In dat geval zijn de staafjes niet zichtbaar voor de proefpersoon. Een van de staafjes fungeert als voorbeeld, dat met de andere wordt gekopieerd. In fig 5.2. is het linker staafje het voorbeeld. Het rechter staafje staat in de uitgangspositie. De proefpersoon wordt verzocht, analoog aan de rod orientation

test, om het rechter staafje met één hand in dezelfde stand als het voorbeeld te zetten. Aan de andere zijde van de proefopstelling kan de stand van het voorbeeld door de proefnemer worden ingesteld en de stand van de kopie worden afgelezen.



Figuur 5.2. De tweedimensionale "staaf orientatie test". In dit geval fungeert de linker staaf als voorbeeld en staat de rechter staaf in de uitgangspositie. De proefpersoon wordt verzocht de rechter staaf in dezelfde stand als het voorbeeld te zetten.

Dezelfde veertien proefpersonen, welke deel hadden genomen aan de "rod orientation test", participiëerden ook in de tweedimensionale "staaf orientatie test". Het onderzoeksprotocol bestond uit 4 testsituaties:

- | | |
|-----------------------|----------------------|
| 1) visueel-motorisch; | voorbeeld links |
| | kopie rechts |
| | geteste hand: rechts |
| 2) visueel-motorisch; | voorbeeld rechts |
| | kopie links |
| | geteste hand: links |
| 3) zuiver visueel; | voorbeeld rechts |
| | kopie links |
| | geteste hand: geen |
| 4) tactiel; | voorbeeld links |
| | kopie rechts |
| | geteste hand: rechts |

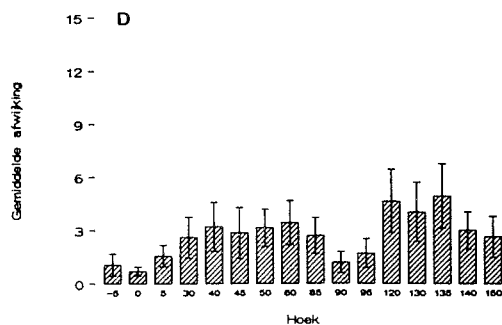
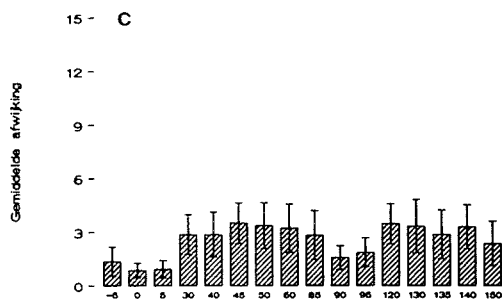
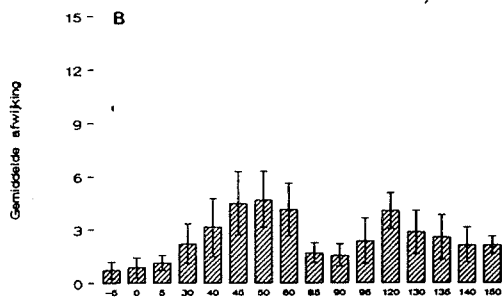
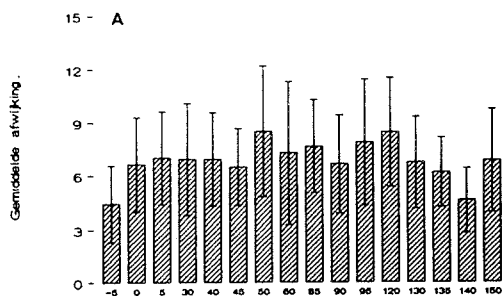
In elk van de vier situaties werden 16 hoekstanden getest.

Deze standen waren: $-5^{\circ}, 0^{\circ}, 5^{\circ}, 30^{\circ}, 40^{\circ}, 45^{\circ}, 50^{\circ}, 60^{\circ}, 85^{\circ}, 90^{\circ}, 95^{\circ}, 120^{\circ}, 130^{\circ}, 135^{\circ}, 140^{\circ}$ en 150° . De absolute afwijking van de kopie ten opzichte van de stand van het voorbeeld werd bepaald. Er bestond geen tijdslimiet. Rombewegingen waren niet toegestaan.

In alle situaties kregen de proefpersonen de opdracht de stand van het voorbeeld te beoordelen om daarna, analoog aan de "rod orientation test", het andere staafje vanuit de beginstand (zie figuur 5.2.) in dezelfde positie te zetten. In de drie visuele taken (1-3) geschiedde dit onder visuele controle. De derde visuele taak werd ingevoerd om de rol van de motoriek van de proefpersoon te onderzoeken. Bij deze taak moest de proefpersoon uitsluitend de stand van het voorbeeld beoordelen. De proefnemer zelf

bewoog dan, op aanwijzing van de proefpersoon, het te kopiëren staafje vanuit de beginpositie langzaam links- of rechtsom in de juiste stand. De stapgrootte werd daarbij door de proefpersoon aangegeven. De kopie was niet zichtbaar voor de proefnemer. In de tactiele testsituatie werd de bodemplaat losgeschroefd en aan de bovenzijde vastgemaakt. De staafjes zijn dan niet zichtbaar voor de proefpersoon. Opnieuw werd de proefpersoon verzocht de kopie in dezelfde stand te zetten als het voorbeeld, maar nu "op de tast". Het voorbeeld mocht onbeperkt gepalpeerd en vergeleken worden met de stand van de kopie totdat de proefpersoon tevreden was over het resultaat.

Figuur 5.3. geeft de gemiddelde afwijking en tweemaal de standaardfout weer voor de onderzochte hoeken, zowel voor de tactiele versie (fig 5.3.A) als voor de visuele versies (fig 5.3.B,C en D) van de test. In de tactiele testsituatie werden duidelijk grotere afwijkingen gevonden dan in de visuele testsituaties. Dit verschil was dan ook significant (Anova $F(3,644) = 79.18$ $p > 0.0001$). De grootte van de afwijkingen waren in de tactiele testsituatie onafhankelijk van de onderzochte hoek (Fig 5.3.A). In de visuele testsituaties was dit niet het geval (Fig 5.3.B). Duidelijk is te zien dat in de visuele testen de gemiddelde afwijking en spreiding groter waren, wanneer het voorbeeld schuin stond. Dit hoefde niet perse de 45° of 135° te zijn. De afwijkingen rond de 0° en 90° lagen altijd lager. De verschillen tussen de gemiddelde afwijking rond de 0° en 90° enerzijds, en de 45° en 135° anderzijds waren dan ook significant (Student's test met Bonferroni correctie $p < 0.05$). Met andere woorden er is sprake van een "oblique-effect".



Vorige pagina:

Figuur 5.3. De resultaten van de tweedimensionale "staaf orientatie test". Per hoek is de gemiddelde afwijking en tweemaal de standaardfout weergegeven (in graden) voor alle vier testsituaties:

A: tactiel : voorbeeld links, rechterhand getest.

B: visueel-motorisch: voorbeeld links, rechterhand getest.

C: visueel-motorisch: voorbeeld rechts, linkerhand getest.

D: zuiver visueel : voorbeeld rechts, geen hand getest.

In tegenstelling tot de bevindingen in de originele "rod orientation test" (De Renzi 1971, Meerwaldt 1982) bestond er dus een duidelijk verschil in scores tussen de tactiele en visuele uitvoering van de tweedimensionale "staaf orientatie test". Verder tonen de resultaten, verkregen met de tweedimensionale "staaf orientation test", ondubbelzinnig aan dat in de visuele testsituaties een "oblique effect" aanwezig is, terwijl dit effect ontbreekt in de tactiele versie van de test. Het is niet aannemelijk dat een motorische beperking hieraan ten grondslag ligt. Immers, dan zou men verwachten dat in beide testsituaties de afwijkingen in dezelfde orde van grootte liggen en dat het "oblique effect" afwezig is. Hieruit volgt dat, althans in deze proefopzet, een "oblique effect" in de haptische ruimte niet aantoonbaar is.

HOOFDSTUK 6. HET KWANTIFICEREN VAN RUIMTELIJKE ORIENTATIE.

In de inleiding is betoogd dat de associatie tussen hellingsdetectie en orientatie gevoelige neuronen in de visuele cortex niet zonder meer voor de hand ligt. Het belangrijkste argument was dat hellingsdetectie gelateraliseerd is, terwijl uit electrofysiologisch onderzoek nooit naar voren is gekomen dat aantal en eigenschappen van de orientatie gevoelige cellen in de linker en rechter hemisfeer verschillen. Dit leidde tot de veronderstelling dat hellingsdetectie berust op een neuronaal proces van hogere orde dan het eenvoudigweg activeren van orientatie gevoelige neuronen. In dit kader is het interessant dat diverse auteurs (Benton 1978, De Renzi 1971 en Meerwaldt 1982, 1982, 1983) een stoornis van hellingsdetectie zien als een stoornis in de ruimtelijke orientatie.

Reeds in 1969 trachtte Benton te inventariseren wat in zijn visie verstaan dient te worden onder ruimtelijke orientatie stoornissen. Hij onderscheidde zeven fenomenen die deel uitmaken van een gestoorde orientatie.

- 1) Het onvermogen om grootte en afstand van een voorwerp te schatten. Dit kan worden onderzocht door een patient te vragen naar een voorwerp in de ruimte te wijzen of het te grijpen. Benton verwijst hier naar het werk van de Nederlandse neuroloog Stenvers uit 1950.
- 2) Een gestoord geheugen met betrekking tot de localisatie van voorwerpen in de ruimte. Een patient is bijvoorbeeld niet in staat de plaats van de meubels in de huiskamer te beschrijven.
- 3) Het onvermogen om een route te traceren, waardoor een patient niet in

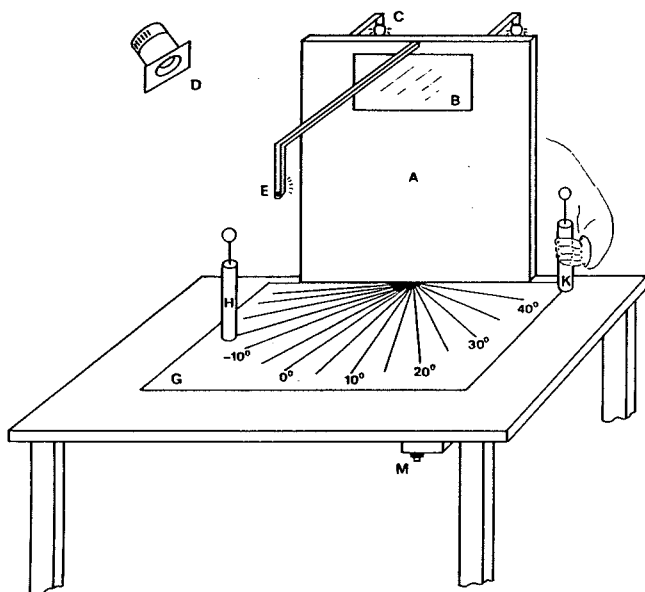
staat is om de weg te vinden. Er worden twee typen onderscheiden: het consistente type, hierbij bestaat een richtingsvoorkeur naar rechts en vermijdt een patient consequent links af te slaan, en het inconsistente type, waarbij geen richtingsvoorkeur bestaat. In 1985 overigens, bespreekt Benton de twee laatstgenoemde fenomenen onder de kop "topografische orientatie stoornissen".

- 4) Lees- en rekenstoornissen voor zover die te maken hebben met de ruimtelijke opvolging van de lees- en rekensymbolen. Zo worden afzonderlijke letters of kleine woorden nog wel herkend, maar het lezen van een hele zin is niet mogelijk. Ook hier wordt een consistent en inconsistent type onderscheiden. Bij het consistente type begint een patient rechts van het begin van de regel te lezen en zal dat bij de volgende regels weer doen. Bij het inconsistente type begint de patient op een willekeurige plaats in de regel te lezen, doet dit ook bij de volgende regels, leest van onderen naar boven, slaat regels over en dergelijke.
- 5) Het onvermogen om ruimtelijk gescheiden objecten of gebeurtenissen met elkaar in verband te brengen. Zo worden bijvoorbeeld details van een schilderij wel herkend, maar de patient is niet in staat om het centrale thema aan te geven. Hieraan is de naam "simultane agnosie" verbonden.
- 6) De aanwezigheid van visuoconstructieve stoornissen: een patient is niet in staat met behulp van blokken een ruimtelijke structuur na te bouwen. Tegenwoordig worden de visuoconstructieve stoornissen meestal met de term constructieve apraxie aangeduid (Benton 1985).

7) In 1975 voegde Benton aan de voorafgaande zes stoornissen een zevende toe, namelijk een stoornis in de beoordeling van de helling van een lijnstuk langs visuele weg. Zijn argument om dit te doen was dat hellingsdetectie, evenals de bovenstaande zes afwijkingen, in hoge mate gecorreleerd is aan laesies in de rechter hemisfeer en met name indien de laesie parietaal of temporo-occipitaal was gelokaliseerd (Benton 1969, 1978, 1975), bij rechtshandige patiënten. Dit sluit aan bij de zienswijze van De Renzi (1971) wiens "rod orientation test" in het voorafgaande hoofdstuk is besproken.

Globaal uitgedrukt hebben al deze afwijkingen gemeen dat het begrip van de ruimtelijke relaties tussen de patient en voorwerpen in de omgeving, dan wel tussen voorwerpen onderling, gestoord is. Het eerste wordt wel "absolute" en het tweede "relatieve" localisatie genoemd (Benton (1969).

Zoals gezegd wordt een gestoorde hellingsdetectie vaak gezien als een ruimtelijke orientatiestoornis. In het kader van het later te verrichten patienten onderzoek is het van belang om over een visuele test te beschikken die iets zegt over het vermogen tot ruimtelijke orientatie, zonder dat daarbij sprake is van hellingsdetectie. Als uitgangspunt namen wij het werk van de Nederlandse neuroloog Stenvers (1941). Deze onderzocht de localisatie in het gezichtsveld bij zijn patienten door een voorwerp in één van de kwadranten van het gezichtsveld van de patient te brengen, waarna de patient werd verzocht om naar het voorwerp te grijpen. Een verdere verfijning van het onderzoek bestond hieruit dat opnieuw een object in het gezichtsveld van de patient werd geplaatst, waarna de patient werd verzocht de ogen te sluiten en het voorwerp te localiseren op de overeenkomstige plaats in het andere gezichtsveld. Stenvers verbond hieraan de naam "orientatie op voorstelling".



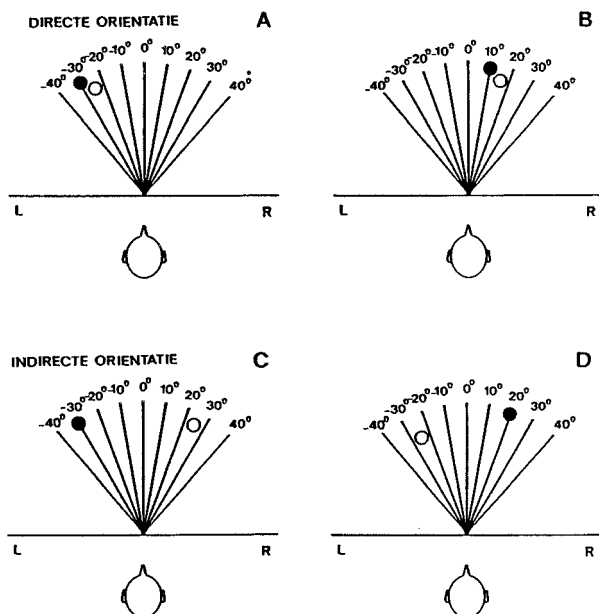
Figuur 6.1. Schematische weergave van de proefopstelling waarmee de localisatie van een punt in de ruimte werd gekwantificeerd (zie tekst).

Om de localisatie van objecten in het gezichtsveld beter te kunnen kwantificeren is de in figuur 6.1. getoonde proefopstelling ontworpen. Op een tafel is een houten scherm (A) gemonteerd waarachter de proefpersoon zich bevindt. Deze kijkt door een rood filter (B) naar het fixatiepunt (E). Dit punt bestaat uit een rood lampje op ooghoogte gelegen in het verlengde van de neuswortel (40 cm). Een kinsteun vergemakkelijkt de fixatie. De ogen van de proefpersoon worden zwak verlicht door twee lampjes (C), die zich achter het scherm bevinden. Hierdoor is beoordeling van de fixatie door de proefnemer mogelijk. Deze bevindt zich aan de voorzijde van de opstelling. Tijdens het

onderzoek is de experimentele ruimte groen verlicht (D). Omdat de proefpersoon zich achter een rood filter bevindt, kan deze, behalve het fixatiepunt, niets zien van hetgeen zich aan de voorzijde van het scherm afspeelt. De proefnemer daarentegen, kan alle nodige handelingen verrichten onder de groene verlichting. Op de tafel ligt een blad met een lijnenpatroon (G) waarmee de richting in het horizontale vlak kan worden bepaald. De buitenste lijnen vormen een cirkelsegment van 80° . Het middelpunt ligt onder de neuswortel van de proefpersoon. De straal is 40 cm. Verder behoort er een object (K en H) bij de proefopstelling, bestaande uit een perspex voetstuk waarin een metalen staaf is gemonteerd. Op deze metalen staaf bevindt zich een papieren bol (doorsnede 2 cm). De bol bevindt zich op dezelfde hoogte als het fixatiepunt. De staaf en bol zijn donkergroen geverfd. Dit betekent dat de proefpersoon alleen de bol kan zien wanneer deze kortdurend wordt belicht door een witte lichtbron. Dit geschiedt door een tweede lamp welke verbonden is met een tijd klok (M), waarmee de belichtingsduur kan worden ingesteld. Tijdens deze belichting verschuilt de proefnemer zich achter een zwart gordijn aan de voorzijde van de tafel. In het gordijn bevindt zich eveneens een rood venster. Hierdoor kan de proefpersoon tijdens de belichting van het voorwerp met het witte licht de proefnemer niet zien, terwijl de proefnemer de fixatie kan blijven beoordelen.

Alvorens de eigenlijke test begon, werd de proefpersoon uitgelegd wat de bedoeling was en de procedure geoefend. Dit vond plaats onder een normale "witte" verlichting. Daarna ging het witte licht uit en de groene lamp aan. Vervolgens werd het bovenbeschreven voorwerp (H) op een min of meer willekeurige plaats in het gezichtsveld van de proefpersoon geplaatst. Dit was niet zichtbaar voor de proefpersoon. Vervolgens werd de bol gedurende 200

ms door een witte lamp verlicht, waardoor de bol kortdurend zichtbaar werd. Hierna werd de proefpersoon het voorwerp in de hand gegeven (K). Pas daarna ging het normale licht weer aan en werd de proefpersoon verzocht om het voorwerp op dezelfde plaats neer te zetten waar deze kort tevoren de bol had waargenomen (directe orientatie), of om het voorwerp op een plaats spiegelbeeldig aan die van het waargenomen voorwerp neer te zetten (orientatie op voorstelling). De visuomotorische terugkoppeling bleef dus gewaarborgd tijdens de plaatsing van het voorwerp door de proefpersoon. De afstand van de stimulus ten opzichte van het middelpunt was steeds 40 cm.



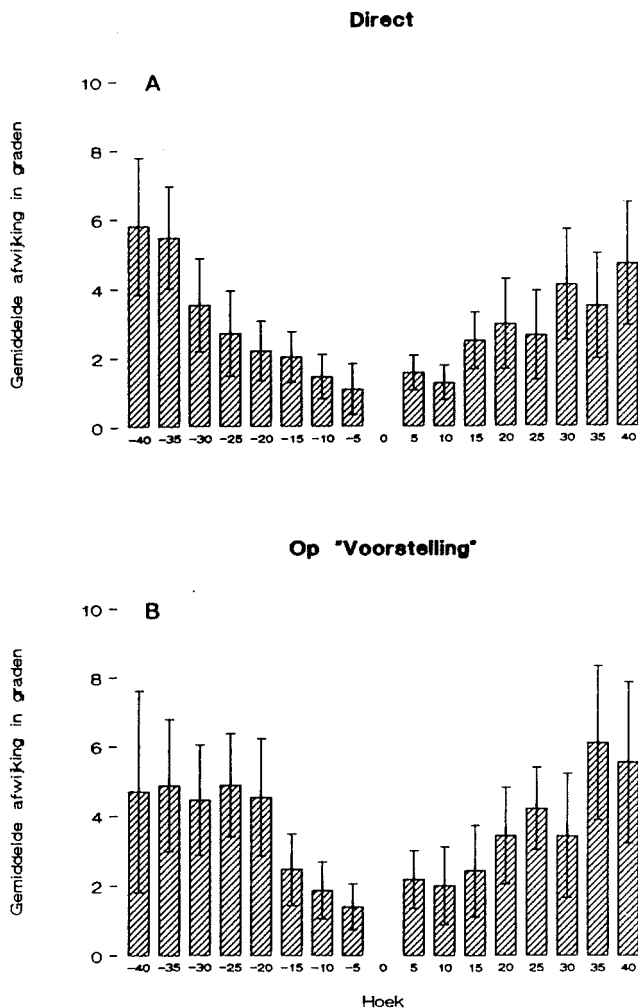
Figuur 6.2. Bovenaanzicht van de proefopstelling. Voor elk van de vier testsituaties A,B,C en D is een voorbeeld gegeven. De gesloten cirkel geeft de positie van het model weer en de open cirkel de plaats waar de kopie neergezet moet worden.

De plaats waar de bol door de proefnemer werd neergezet werd de positie van het voorbeeld genoemd. De plaats waar de proefpersoon vervolgens de bol plaatste was de positie van de kopie.

De proefpersonen ondergingen vier testsituaties. Deze zijn weergegeven in figuur 6.2. Bij A werd de directe orientatie in het linker gezichtsveld getest. Het voorbeeld werd in het linker gezichtsveld geplaatst, vervolgens werd de proefpersoon verzocht de kopie op dezelfde plaats in het linker gezichtsveld neer te zetten. Bij D werd de orientatie op voorstelling in het linker gezichtsveld getest. In deze situatie bevond het voorbeeld zich in het rechter gezichtsveld en werd de proefpersoon verzocht de kopie op een plaats spiegelbeeldig aan de plaats van het voorbeeld neer te zetten. In beide gevallen geschiedde dit met de linker hand. Voor de directe en indirecte orientatie in het rechter gezichtsveld gold het omgekeerde (B en C). In het rechtergezichtsveld was de positie van het voorbeeld: -5° , -10° , -15° , -20° , -25° , -30° , -35° en -40° . In het linker gezichtsveld werden de volgende hoeken getest: 5° , 10° , 15° , 20° , 25° , 30° , 35° en 40° . De volgorde was willekeurig. In het totaal werden er 32 presentaties aangeboden.

Dezelfde 14 proefpersonen, die aan de andere testen hadden deelgenomen, namen ook deel aan het huidige onderzoek. Voor elke proefpersoon werd het gemiddelde absolute verschil tussen de positie van het voorbeeld en die van de kopie berekend.

Figuur 6.3. toont de resultaten. De vorm van de curven is min of meer hetzelfde. De verschillen tussen de vier testsituaties berusten dan ook op toeval. Met andere woorden de prestaties in het linker- en rechter gezichtsveld en



Figuur 6.3. De gemiddelde absolute score en tweemaal de standaardfout van alle proefpersonen als functie van de positie van het voorbeeld, voor de vier gegeven testsituaties. In A gaat het om de "directe orientatie", in B om de orientatie op voorstelling.

die tussen de directe orientatie en de orientatie op voorstelling waren even goed. De scores tussen de individuen verschilden significant (Anova $F(13,421)=2.29$ $p<0.006$), evenals de verschillen in afwijkingen tussen de onderzochte hoeken (Anova $F(7,421)=14.33$ $p<0.0001$). Naarmate het voorwerp zich verder van de middellijn van de proefpersoon bevond, werd de gemiddelde afwijking en de standaardfout groter. Duidelijk is te zien dat de afwijking rond de 0° kleiner is dan die voor de 20° t/m 40° . Een oblique effect is suggestief.

Opvallend is de grote nauwkeurigheid. In tabel 6.1 is de grootte van de afwijking gerelateerd aan het aantal presentaties.

Tabel 6.1

Grootte van de afwijking	Aantal presentaties (Totaal 446)	Percentage	Cumulatieve percentage
0°	51	11	11
1°	92	21	32
2°	73	16	48
3°	66	15	63
4°	47	11	74
5°	28	6	80
6°	22	5	85
7°	12	3	88
8°	19	4	92
9°	8	2	94
$\geq 10^\circ$	27	6	100

In nagenoeg 50% van het aantal presentaties was de afwijking $\leq 2^\circ$. In bijna 75% van de gevallen was de afwijking $< 5^\circ$. Slechts in 6% van het aantal presentaties bedroeg de afwijking 10° of meer. Daarbij komt nog dat de grootte van de fout afhankelijk is van de positie van het voorbeeld. In 75% van de gevallen, waarin de afwijking van het voorbeeld 5° of meer bedroeg, was de afstand van het voorbeeld tot de middellijn 25° of groter.

Samenvattend blijkt dat er geen verschil bestaat tussen het linker en rechter gezichtsveld wat betreft de nauwkeurigheid waarmee één punt in de ruimte kan worden gelocaliseerd. Daar de visuele input aangeboden in het linker gezichtsveld in eerste instantie verwerkt wordt door de rechter hemisfeer en het omgekeerde geldt voor het rechter gezichtsveld, is het verleidelijk te denken dat er geen verschil bestaat in de verwerking van de visuele input in de rechter en linker hemisfeer. Het is echter mogelijk dat de aanwezigheid van een dominante hemisfeer gemaskeerd wordt door intercerebrale interacties via de intercerebrale commissuren.

De grootte van de afwijking bleek toe te nemen naarmate het voorbeeld verder van de middellijn afstond. Een en ander lijkt sterk op wat in de vorige hoofdstukken als het "oblique effect" is beschreven.

Onze proefopzet is min of meer vergelijkbaar met die welke beschreven werd door Jeannerod (1986). In deze proefopstelling moest de proefpersoon eveneens een punt localiseren in de ruimte. Een van de testcondities bestond hieruit dat eerst het voorwerp werd getoond en daarna de proefpersoon, onder visuele controle, de plaats aan moest wijzen waar het voorwerp kortgeleden werd waargenomen. De orientatie op voorstelling werd niet

bekeken. Jeannerod (1984) beschrijft dat naarmate het voorwerp zich verder van de middellijn van de proefpersoon bevond er grotere fouten werden gemaakt.

De test gebaseerd op het werk van Stenvers (1941) leent zich uitstekend om met een grote mate van nauwkeurigheid het vermogen tot ruimtelijke oriëntatie te kwantificeren. De vraag komt nu op of individuele prestaties in de "gemodificeerde Benton test" en de test die in dit hoofdstuk is beschreven met elkaar gecorreleerd zijn. Om dit te berekenen werd voor elke proefpersoon de som van de fouten in de "gemodificeerde Benton test" berekend. Vervolgens werd een rangvolgorde bepaald. Hoe lager het rangnummer hoe kleiner het aantal fouten. Voor de test beschreven in dit hoofdstuk werd eveneens de som van de afwijkingen berekend en de rangvolgorde bepaald. Er bleek een negatieve correlatie te bestaan tussen de individuele prestaties in beide testen (Spearman rangcorrelatie toets $n=14$, $R = -0.7145$, $0.02 < p < 0.05$). Dit doet vermoeden dat hellingsdetectie en ruimtelijke oriëntatie niet zonder meer via eenzelfde neuronaal mechanisme verlopen. Nader onderzoek bij patienten met eenzijdige hersenletsels zal moeten uitmaken of deze discrepantie tussen de hellingsdetectie en ruimtelijke oriëntatie op toeval berust.

**BIJLAGE A: BINOCULAR AND MONOCULAR TILT DISCRIMINATION IN
THE RABBIT: EVIDENCE FOR HEMISPHERIC DOMINANCE?**

BINOCULAR AND MONOCULAR TILT DISCRIMINATION IN THE RABBIT: EVIDENCE FOR HEMISPHERIC DOMINANCE?

A. J. A. ELFERINK and M. W. VAN HOF

Department of Physiology I, Erasmus University Rotterdam
P. O. Box 1738, 3000 DR Rotterdam, The Netherlands

Key words: tilt discrimination, dominance, asymmetry, lateralization, monocular, rabbit

Abstract. Twenty eight rabbits were trained to discriminate striated patterns of different orientation, first binocularly, than with each eye separately. There was no evidence of systematic dominance of either the left or the right hemisphere.

Hemispheric dominance in humans is well established (9), although stimulus dependent (15). In 95% of right-handed humans the left hemisphere is dominant for speech and language (12). In spatial orientation tasks however, such as the detection of lines of different orientation, the right hemisphere is dominant (1, 2, 11).

Dominance of one hemisphere has been described in animals. In monkeys no lateralization was found in the formation of memory traces in a visual discrimination task (8). However, in an auditory-dependent memory task a hemispheric lateralization is likely to exist in monkeys (4, 5). In adult cats hemispheric dominance pattern discrimination (21, 22) has been found. Left-hemidecorticated rats showed less active exploring behavior than right-hemidecorticated ones, when handled in early life (3, 10). In rats Zimmerberg et al. (7, 23), found a correlation of spatial preferences and asymmetries of striatal dopamine contents. Finally in birds, lateralization of the left half of the brain has been found in vocalization (14).

Within a series of studies on visual discrimination carried out in our

laboratory, we were interested in a possible dominance of either the left or the right hemisphere in the rabbit. In the present study rabbits were trained, first binocularly then monocularly, to discriminate vertical versus oblique striated patterns of different orientation.

Twenty-eight Dutch belted rabbits were used. The pattern discrimination apparatus and the automatic control system have been described elsewhere (16, 17). The apparatus consisted of a box with one wall having two hinged panels on which visual patterns could be back projected. To make a correct choice, the animal had to press the panel illuminated by the correct pattern. This response was rewarded by a food pellet. When the animal chose the incorrect pattern, no reward was given and the trial was terminated. The food rewarded pattern was placed randomly right or left. Per day 100 trials were given.

As shown in Fig. 1 the animals first learned to discriminate between a horizontal and a vertical striated pattern. The vertical one was always rewarded. After reaching the 90% criterion the horizontal bars were rotated 45 degrees either clockwise or counterclockwise. First this task was presented to both eyes, then to each eye separately, one eye a day. A maximum of five days was allowed to reach criterion. The same procedure was followed for 25 and 15 degrees.

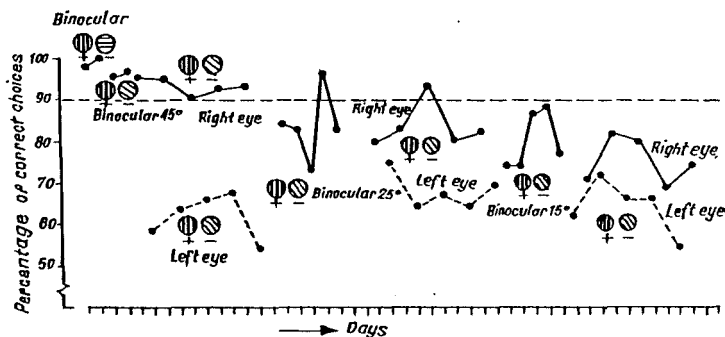


Fig. 1. Example of a training curve of an animal in which the right eye was dominant throughout the training procedure.

The two most extreme training curves are shown in Figs. 1 and 2. The animal in Fig. 1 shows a profound dominance of the right eye which persisted for all angular differences, whereas the second animal was symmetrical through the whole training procedure. The average scores of the last two training days are shown in Fig. 3 for each angular dif-

ference. The differences between binocular and monocular vision were statistically significant (Student-test, $t = 5.11$ for 25° , 4.71 for 25° and 4.17 for 15° , $P < 0.01$). No significant differences were seen between the average scores of the left and right eye. Thereafter the individual training curves were studied. The scores with the left and right eye open, during the last 2 days of training with the 45° , 25° and 15° angle differences were compared. Arbitrarily an animal was considered "a-symme-

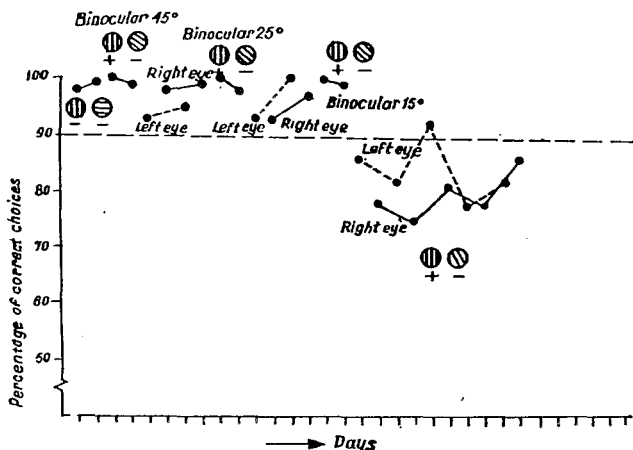


Fig. 2. Example of a training curve of a symmetric animal.

trical" if there was a 10% score difference at any of the angle-differences. This was found to be the case in 68% of the animals. If an animal was "asymmetrical" at more than one angle-difference, it was always the same eye which dominated. Figure 4 shows that the average score differences increased with the angle differences (Student-test $t = 2.60$, $P < 0.05$). In 58% of the asymmetric animals the righteye was dominant, in 42% the left eye.

As described, in 68% of the animals performance with the left and right eye open differed. This is in agreement with a previous publication in which rabbits were trained to discriminate vertical from horizontal striations, mirror image striations and inverted triangles (19). No systematic dominance of either the left or right eye was found in the present results. However, as stated the percentage of asymmetric animals increased with the decrease of angular differences. Once established, no shift was seen in ocular dominance (20).

Since 90 percent of the optic nerve fibers cross in the chiasm (6, 18), it is tempting to interpret these differences in performance of either the left or the right eye as a hemispheric one. Hemispheric dominance, as

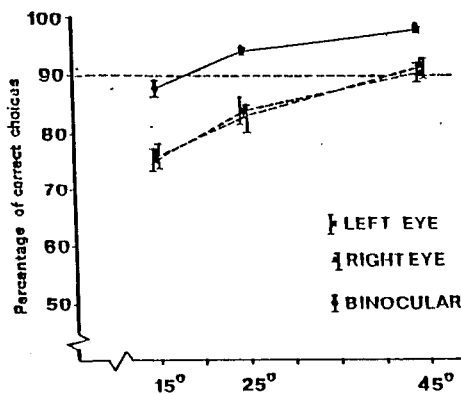


Fig. 3. Average scores of day 4 and 5 for each angular difference in binocular and monocular trained rabbits ($n = 28$, Mean and Standard Error).

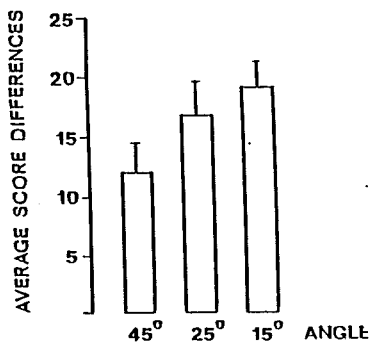


Fig. 4. Average score differences and standard errors of the mean in 19 asymmetrical animals for each angular difference.

a working hypothesis for further studies, is supported by the fact that hemispheric asymmetry in the rabbit was described in two EEG studies. Nelson (13) has found EEG asymmetries between the hemispheres of the rabbit during a water reinforced discrimination task. During the perfor-

mance phase of this task a consistent hemispheric asymmetry was found, whereas during the non-reinforced phase no asymmetries could be demonstrated. Although the direction was always the same within one animal, the direction of the asymmetry varied between the animals. Webster (22) reports that in the rabbit during the REM sleep one hemisphere is more active than the other one, while during the non-REM sleep the situation is reversed. In 3 out of 5 rabbits studied, the left hemisphere was the most active one during the non-REM sleep, whereas in the other two animals, the right hemisphere was the most active one.

The authors are greatly indebted to Mrs F. E. van de Plasse-Lengkeek and Mr B. L. F. Weijer for their technical assistance.

1. BENTON, A., HANNAY, H. J. and VARNEY, N. R. 1975. Visual perception of line direction in patients with unilateral brain disease. *Neurology* 25: 907-910.
2. BENTON, A., VARNEY, N. R. and HAMSHER, K. 1987. Visuospatial judgment: a clinical test. *Arch. Neurol.* 35: 364-367.
3. DENENBERG, V. H., GARBANATI, J., SHERMAN, G., YUTZEY, P. A. and KAPLAN, R. 1974. Infantile stimulation induces brain lateralization in rats. *Science* 185: 623-625.
4. DEWSON, J. H. 1977. Preliminary evidence of hemispheric asymmetry in auditory function in monkeys. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 63-71.
5. DOTY, R. W. and OVERMAN, W. H. 1977. Mnemonic role of forebrain commissures in macaques. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 75-88.
6. GIOLLI, R. A. and GUTHRIE, M. D. 1969. The primary optic projections in the rabbit. An experimental degeneration study. *J. Comp. Neurol.* 136: 99-126.
7. GLICK, S. D., JERUSSI, T. P. and ZIMMERBERG, B. 1977. Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 213-249.
8. HAMILTON, C. R. 1977. Investigations of perceptual and mnemonic lateralization in monkeys. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 45-62.
9. KUPFERMANN, J. 1985. Hemispheric Asymmetries and the cortical localization of higher cognitive and affective functions. In E. R. Kandel and J. H. Schwartz (ed.), *Principles of Neuroscience*. Elsevier, New York, p. 673-687.
10. LEVINE, S., HALTMEYER, G. C., KARAS, G. G. and DENENBERG, V. H. 1976. Physiological and behavioral effects of infantile stimulation. *Physiol. Behav.* 2: 55-59.

11. MEERWALDT, J. D. 1982. The rod orientation test in patients with right-hemisphere infarction. Ph. D. Thesis, Rotterdam.
12. MOHR, J. P. 1984. Aphasia, apraxia, and agnosia. In L. P. Rowland (ed.), *Merritt's textbook of neurology*. Lea and Febiger, Philadelphia, p. 6-11.
13. NELSON, J. M., PHILLIPS, R. and GOLDSTEIN, L. 1977. Interhemispheric EEG laterality relationships following psychoactive agents and during operant performance in rabbits. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 451-470.
14. NOTTEBOHM, F. 1977. Asymmetries in neural control of vocalization in canary. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, p. 23-44.
15. SPRINGER, S. P. 1977. Tachistoscopic and dichotic listening investigations of laterality in normal human subjects. In S. Harnad, R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, p. 325-336.
16. VAN DER MARK, F. and MEYER, J. H. C. 1974. Automatic control of installations for experiments relating to physiological research of the visual system. *Comput. Programs Biomed.* 4: 35-41.
17. VAN HOF, M. W. 1966. Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* 6: 89-94.
18. VAN HOF, M. W. and LAGERS VAN HASELEN, G. C. 1975. Monocular pattern discrimination in rabbits after unilateral ablation of the visual cortex. *Exp. Neurol.* 46: 257-259.
19. VAN HOF, M. W. and VAN DER MARK, F. 1976. Monocular pattern discrimination in normal and monocularly light-deprived rabbits. *Physiol. Behav.* 16: 257-259.
20. VAN HOF, M. W. and WIERSMA, C. A. G. 1967. The angular threshold of discrimination for striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* 7: 265-270.
21. WEBSTER, W. G. 1972. Functional asymmetry between the cerebral hemispheres of the cat. *Neuropsychologica* 10: 75-87.
22. WEBSTER, W. G. 1977. Hemispheric asymmetry in cats. In S. Harnad R. W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes and G. Krautzhamer (ed.), *Lateralization in the nervous system*. Academic Press, New York, p. 471-480.
23. ZIMMERBERG, B., GLICK, S. D. and JERUSSI, T. P. 1974. Neurochemical correlate of spatial preference in rats. *Science* 185: 623-625.











Accepted 25 May 1988

BIJLAGE B: INTEROCULAIRE OVERDRACHT BIJ HET KONIJN.

In het experiment, dat in deze bijlage wordt beschreven, werd de mate van interoculaire overdracht bij het konijn opnieuw bestudeerd (Van Hof 1970). De interoculaire overdracht bij het konijn is laag (Van Hof en Van Der Mark 1975, Van Hof 1976, 1977, De Vos-Korthals 1979). Aanleiding tot het hieronder beschreven onderzoek was de overweging dat het niet uitgesloten is dat de lage interoculaire overdracht verklaard kan worden uit het feit dat bij bovengenoemde studies gebruik werd gemaakt van sterk verschillende visuele stimuli. Dit was voor ons reden opnieuw de interoculaire overdracht bij het konijn te bestuderen, maar nu met "verwante" patronen. Wat we hieronder verstaan is te zien in figuur B.1: verticale en horizontale balken en verticale en horizontale rijen bollen.

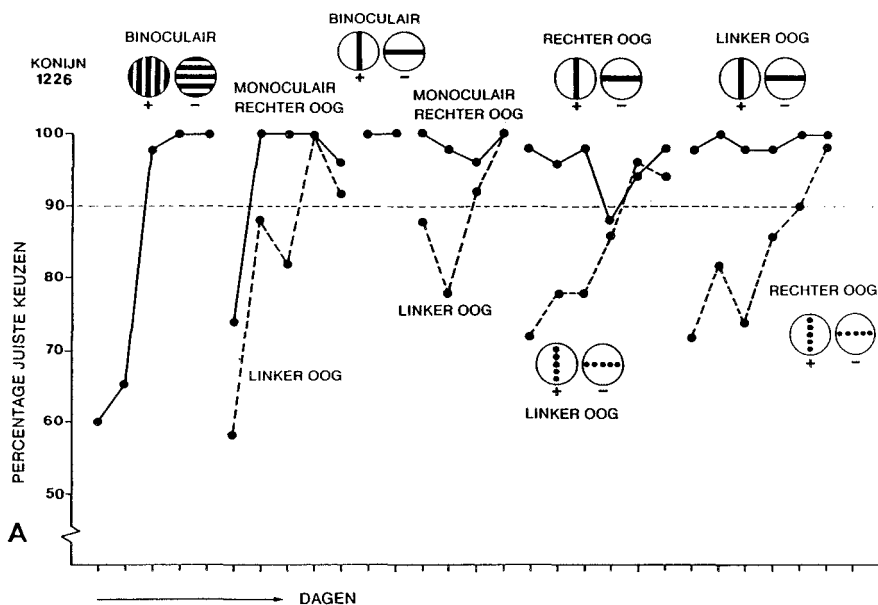
Zesendertig konijnen ondergingen het trainingsprotocol zoals weergegeven in figuur B.1. Het verticale patroon werd steeds beloond. Alleen die konijnen, waarvan de resultaten in fase 2. met het linker en rechter oog niet veel verschilden, doorliepen het gehele trainingsprotocol. In de eerste twee trainingsfasen leerden de konijnen een horizontaal streeppatroon van een verticaal streeppatroon onderscheiden, eerst binoculair (fase 1), daarna monoculair (fase 2). Wanneer het konijn tweemaal in successie het 90% criterium had bereikt, werd er overgegaan naar de volgende fase van het trainingsprotocol. In fase 3 en 4 werden de streeppatronen vervangen door enkele balken. In fase 5 kreeg steeds hetzelfde oog enkele balken aangeboden en het andere oog de niet-aaneengesloten bollen. De afstand tussen de bollen bedroeg een halve boldiameter (12.5 mm). Wanneer het criterium was bereikt, werden de rollen omgedraaid; het met bollen geoefende oog kreeg

nu de enkele balken aangeboden, het met de balken geoefende oog de rij bollen (fase 6). Willekeurigheid werd met het linker of rechter oog begonnen. Per dag werden er honderd aanbiedingen gepresenteerd. In de monoculaire trainingssituatie werd een oog afgedekt en kreeg elk oog afzonderlijk 50 presentaties per dag aangeboden.

	PATROON	AANTAL PRES./DAG		KRITERIUM
1		100	BINOCULAIR	> 2 x 90 %
2		50	LINKER OOG	> 2 x 90 %
		50	RECHTER OOG	> 2 x 90 %
<hr/>				
3		100	BINOCULAIR	> 2 x 90 %
4		50	LINKER OOG	> 2 x 90 %
		50	RECHTER OOG	> 2 x 90 %
<hr/>				
5		50	RECHTER OOG	> 2 x 90 %
		50	LINKER OOG	> 2 x 90 %
6		50	LINKER OOG	> 2 x 90 %
		50	RECHTER OOG	> 2 x 90 %

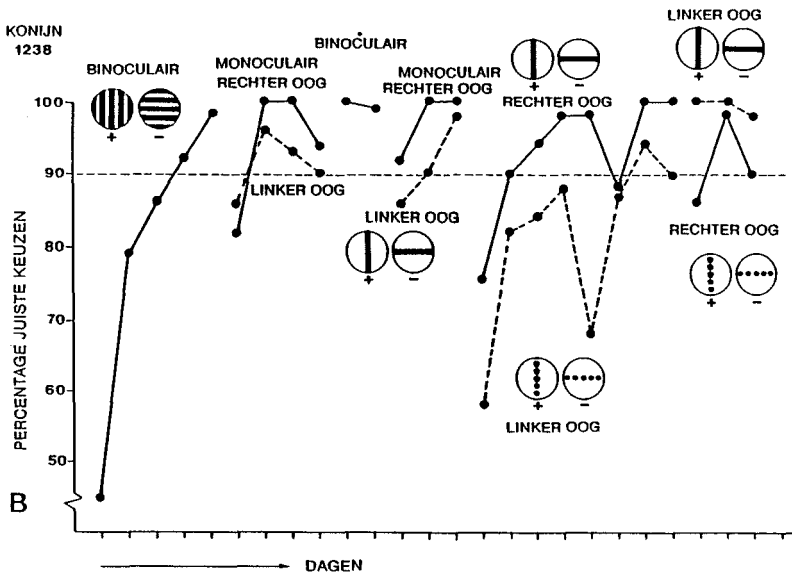
Figuur B.1. Overzicht van het trainingsprotocol.

Tweeëntwintig van de 36 konijnen doorliepen het gehele trainschema. Figuur B.2. laat twee representatieve voorbeelden zien.



Figuur B.2. Voorbeelden van twee traincurven.

A. Een voorbeeld van een konijn met een geringe interoculaire overdracht. Duidelijk is te zien dat het oog, dat in tweede instantie de verticale en horizontale rij bollen krijgt aangeboden (het rechteroog), er net zo lang over doet om dit patroon te discrimineren als het oog dat deze taak als eerste kreeg aangeboden (het linkeroog).

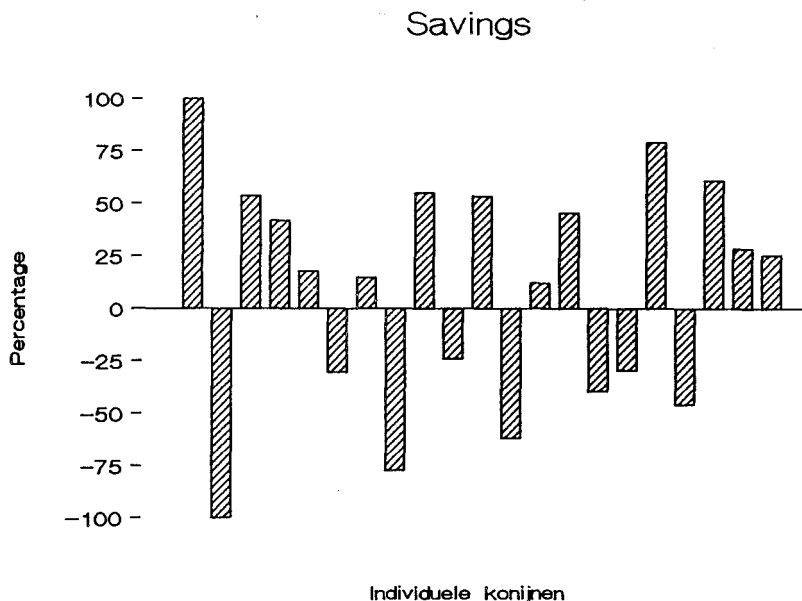


Figuur B.2. (vervolg)

B. Een voorbeeld van een konijn met een goede interoculaire overdracht. Hier kan het tweede oog (rechter oog) vrijwel onmiddellijk de horizontale en verticale rij niet-aaneengesloten bollen onderscheiden.

Bij konijn 1226 kreeg eerst het linker oog de rij bollen aangeboden. Het 90% criterium werd bereikt in 250 presentaties. Daarna werd de rij niet-aaneengesloten bollen aangeboden aan het rechter oog. Ook hier werd het criterium binnen 250 presentaties bereikt. Bij dit konijn was er dus geen sprake van een interoculaire overdracht. Bij konijn 1238 was er daarentegen sprake van een goede interoculaire overdracht. Ook hier werd de rij niet-aaneengesloten bollen eerst aan het linker oog aangeboden. Na 350 presentaties was het criterium bereikt. Met het rechter oog werd daarna binnen 50

presentaties het criterium voor hetzelfde patroon bereikt.



Figuur B.3. Staafdiagram waarin per konijn het savingspercentage is weergegeven.

Het is gebruikelijk om de resultaten uit te drukken in het totaal aantal fouten tot het criterium (De Vos-Korthals 1979). Deze maat is het best te illustreren aan de hand van een voorbeeld. Toen het linker oog van konijn 1226 de verticale rij bollen leerde onderscheiden van een horizontale rij bollen, bedroeg de score respectievelijk 36, 39, 39, 46 en 49. Per oog werden er per dag vijftig presentaties aangeboden. Het aantal fouten tot het criterium wordt dan als volgt berekend: $(50-36)+(50-39)+(50-39)+(50-46)=40$. Verder is het gebruikelijk de interoculaire overdracht als volgt te kwantificeren:

fouten tot het criterium 1° oog - fouten tot het criterium 2° oog

fouten tot het criterium 1° oog + fouten tot het criterium 2° oog

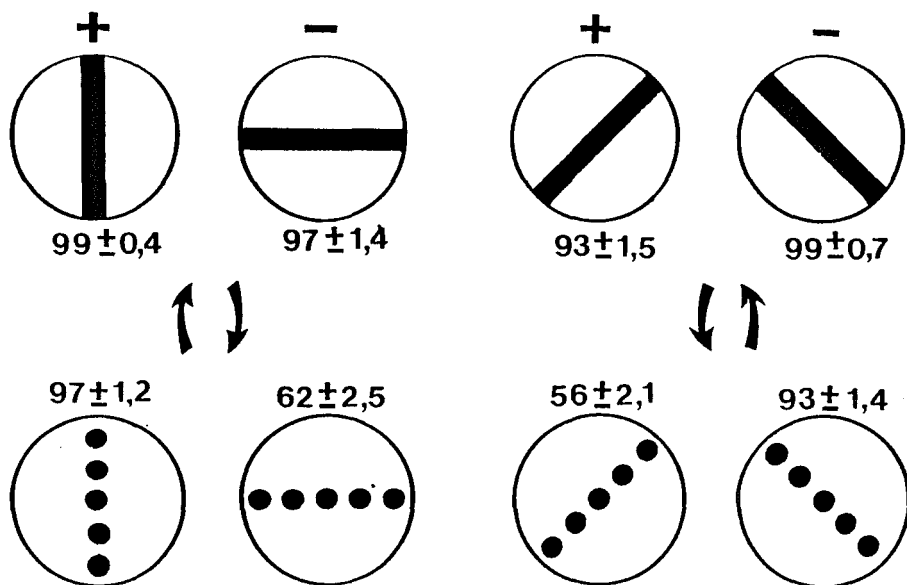
x 100%. Deze maat wordt aangeduid met de term "savingspercentage". Voor alle 22 konijnen die het gehele trainingsprotocol hadden doorlopen bedroeg het aantal fouten tot het criterium met het eerste oog 106 ± 16 (gemiddelde en standaardfout) en met het tweede oog 92 ± 17 . De interoculaire overdracht bedroeg gemiddeld 8.14 ± 11.3 (SE). Figuur B.3. geeft het savingspercentage per konijn weer. Slechts bij 6 konijnen was het savingspercentage hoger dan 50%. Kortom, er was geen sprake van een goede interoculaire overdracht.

Inmiddels werd uit twee recente studies (Lagers-Haselen 1988, Lagers-Haselen, Van Hof en Reuter 1989) duidelijk dat de keuze van een rij niet-aaneengesloten bollen met middelpuntsafstand van 12.5 mm niet zo geschikt was. In deze studies werden de horizontale en verticale streeppatronen op een afstand van 25 cm van de trainbox geprojecteerd. Wanneer de streeppatronen werden vervangen door enkele balken, bleek geen hertraining nodig. Hetzelfde gold voor de overgang van enkele balken naar een rij aaneengesloten bollen (diameter 12.5 mm). Wanneer de rij aaneengesloten bollen op hun beurt werden vervangen door een rij onderbroken bollen met een middelpuntsafstand van 4°, bleek het gemiddelde percentage juiste keuzen de eerste trindag 80% te bedragen. Wanneer de afstand tussen de bollen groter werd dan 6° benaderde het aantal correcte keuzen het kansniveau.

In het experiment beschreven in deze bijlage bedroeg de middelpuntsafstand van de bollen 12.5 mm. De patronen bevonden zich 3 tot 5 cm voor het konijn. In graden uitgedrukt bedraagt de afstand tussen twee opeenvolgende bollen dan 14° of 23° . Met andere woorden, het is aannemelijk dat de rij bollen zoals gebruikt in ons experiment hertraining vereist. Dit betekent dat de rij bollen gebruikt in het interoculaire transfer experiment niet zo verwant waren aan een enkele balk als verondersteld. Niettemin leerden de konijnen wel een rij verticale bollen van een rij horizontale bollen te onderscheiden. De vraag kwam op of dit nu inderdaad betekent dat een lijn wordt geëxtrapoleerd uit een rij bollen, zoals gepostuleerd door van Hof (1970). Dit leidde tot het onderzoek beschreven in bijlage C.

BIJLAGE C. EXTRAPOLATIE VAN EEN RECHTE LIJN UIT EEN RIJ BOLLEN?

In een experiment uit 1970 (Van Hof) bleek dat de continuïteit van rechte contrasten van invloed is op de patroondiscriminatie van het konijn. In dit experiment werd een groep konijnen getraind om enkele balken (verticaal versus horizontaal en 45° versus 135°) te discrimineren, terwijl een andere groep konijnen leerde een rij bollen (verticaal versus horizontaal en 45° versus 135° graden) te discrimineren. Zie figuur C.1.



Figuur C.1. Patronen gebruikt in de genoemde studie. Het beloonde patroon is aangegeven met een plusteken. De pijltjes geven de volgorde waarin de taken werden gegeven aan. De gemiddelde score en standaardfout van de laatste trainingsdag van de eerste taak en van de eerste trainingsdag van de tweede taak zijn weergegeven.

Figuur C.1.(vervolg) Een groep konijnen (A) leerden eerst de balken te discrimineren en vervolgens de rij bollen (A B). Bij de overgang van balken naar een rij bollen wordt de eerste trainingsdag onmiddellijk het criterium bereikt. Een andere groep konijnen (B) leerde eerst de rijen bollen te discrimineren en vervolgens werden de balken aangeboden (B A). Nu bleek dat bij de overgang van een rij bollen naar enkele balken de eerste trainingsdag de score dichtbij het kansniveau kwam te liggen.

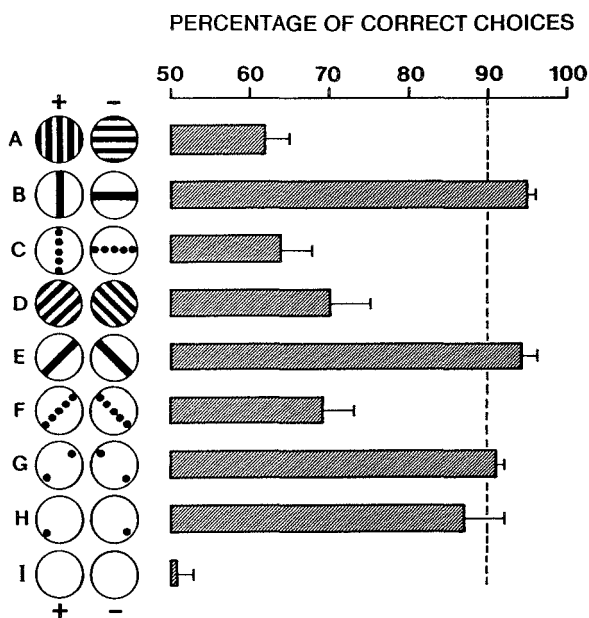
Wanneer de situatie werd omgekeerd bleek dat konijnen, die aanvankelijk de rij bollen hadden leren discrimineren, onmiddellijk het 90% criterium bereikten indien enkele balken werden aangeboden. Daarentegen moesten konijnen, welke de balken als eerste aangeboden hadden gekregen, de discriminatie van de rij bollen geheel opnieuw leren. Op basis van deze bevindingen werd gepostuleerd dat konijnen twee mechanismen bezitten voor de orientatiediscriminatie, één mechanisme wat gebruik maakt van rechte contouren en een ander mechanisme wat een rechte lijn extrapoleert uit een rij bollen. Of dit postulaat juist is, is nooit nader onderzocht. Het laat zich immers denken dat wanneer het konijn de helling van een rij bollen leert detecteren, dit eenvoudigweg berust op het detecteren van de positie van de bovenste of onderste bol ("regional cue").

Om dit te onderzoeken doorliepen acht "Hollandertjes" het trainingsprotocol zoals weergegeven in het linker deel van figuur C.2.(A-E). De linker kolom laat het beloonde patroon zien. Per dag werden 100 presentaties aangeboden. Wanneer het 90% criterium bereikt was, werd overgegaan naar de volgende trainfase. Eerst leerden de konijnen een verticaal van een horizontaal streeppatroon onderscheiden (A). Nadat het criterium was bereikt werden de streeppatronen vervangen door enkele balken (B) en daarna door een rij bollen (C). De afstand tussen de bollen bedroeg een halve boldiameter. In

de discriminatie opstelling bedroeg de afstand tussen de patronen en de ogen van het konijn ongeveer 5 cm. Wanneer de door ons gebruikte rij bollen op een afstand van 3 en 5 cm op de retina werd geprojecteerd, dan fuseerden de bollen niet tot een langgerekte vorm. Met andere woorden het optische systeem van het konijn vervormde dergelijke bollen niet noemenswaardig op deze korte afstand (De Graauw 1978, Vaney 1979). Nadat de dieren geleerd hadden om de verticale van de horizontale rij bollen te onderscheiden, werd de training voortgezet met schuine streeppatronen (D) en enkele schuine balken (E). In trainingsfase D en E kregen de konijnen bovendien nog de verticale en horizontale rij bollen aangeboden, en wel 50 presentaties per dag. De training werd voortgezet met een rij schuin georiënteerde bollen, waarvan later alleen de twee buitenste bollen werden gepresenteerd (G) en tenslotte alleen de onderste bollen werden gepresenteerd (H). Ter controle werd er nog een training ingelast met twee blanke dia's (I).

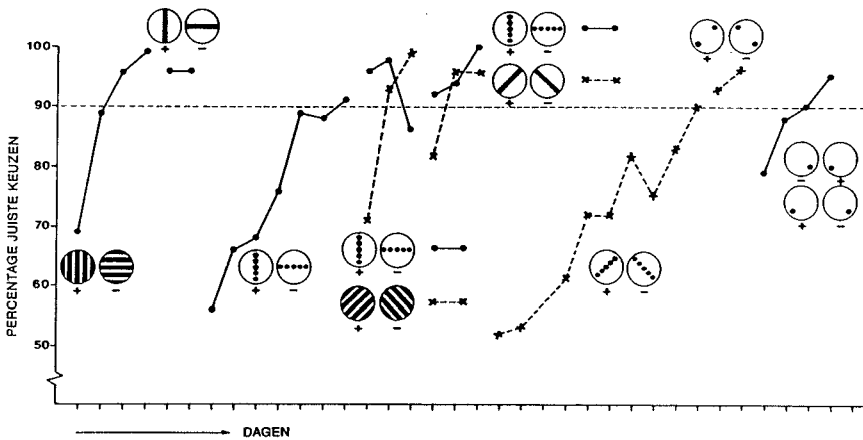
Het rechter gedeelte van figuur C.2. laat de gemiddelde scores zien met de standaardfout op de eerste dag waarop aan een nieuwe taak begonnen werd. Geen enkel konijn had moeilijkheden met de vervanging van de multiple strepen door een enkele balk (A-B en van D-E). Als de enkele balken vervangen worden door een rij bollen dan komt de score nabij kansniveau te liggen (B-C en van E-F). Geen van de dieren bereikte het 90% criterium op de eerste trainingsdag waarop een rij bollen werd aangeboden. Opvallend is dat er ook geen overdracht bestond tussen de loodrecht op elkaar georiënteerde rij bollen en de schuin georiënteerde rij bollen (C en F). Werden alleen de beide buitenste bollen aangeboden en daarna uitsluitend de onderste bol dan blijkt, dat het aantal juiste keuzen in de eerste 100

presentaties direct boven de 90% ligt (G en H). De controle procedure laat zien dat er geen andere "cues" dan de gebruikte patronen verantwoordelijk waren voor de resultaten.



Figuur C.2. Percentage correcte keuzes (gemiddelde en standaardfout) op de eerste dag dat een konijn met een nieuwe taak begon. Het linker gedeelte van de figuur toont tevens het trainingsschema.

Figuur C.3. geeft een voorbeeld van een representatieve traincurve. Duidelijk is te zien dat de schuine rij bollen hertraining vereist en dat het daarna geen verschil maakte of een rij bollen werd gepresenteerd of dat er één enkele bol werd aangeboden.



Figuur C.3. Voorbeeld van een trainingscurve van een representatief konijn.

Uit de bovenstaande resultaten blijkt dus dat het voor de discriminatie van een schuine rij bollen niet uit maakt of er nu een rij bollen werd gepresenteerd of een enkele bol. De orientatie van een rij bollen was niet van belang voor een goede score. De grootte van een enkele bol, 28° op een afstand van 3 cm en 18° op een afstand van 5 cm, overschrijdt ruimschoots de gemiddelde grootte van het receptieve veld van de orientatie detectoren van het konijn

(Swadlow 1988). Derhalve kunnen oriëntatie detectoren bij het konijn geen rol spelen in de discriminatie van een rij bollen. Met andere woorden het konijn gebruikt verschillende mechanismen in de patroondiscriminatie, een voor rechte contouren en een voor bollen. Lashley wijst er in 1938 al op dat ratten in een patroondiscriminerende situatie geplaatst, lang niet altijd gebruik maken van het hele patroon. Het lijkt erop dat een konijn, evenals de rat, genoeg heeft aan een deel van het totale patroon voor een succesvolle strategie (Milner 1979). Wij geven de voorkeur aan de onvertaalbare Engelse term "regional cues". Uit dit alles volgt dat het postulaat omtrent extrapolatie van een rechte lijn uit een rij bollen onjuist is.

SAMENVATTING.

In aansluiting op onderzoek naar hellingsdetectie bij het konijn werd in dit proefschrift een methodiek ontwikkeld waarmee hellingsdetectie bij de mens bestudeerd kan worden, zowel onder laboratorium omstandigheden als aan het ziekbed. Het bleek dat hellingsdetectie bij de mens een proces is van veel groter complexiteit dan bij het konijn.

Hellingsdetectie bij het konijn laat zich beschrijven op basis van de eigenschappen van orientatie gevoelige receptieve velden in de visuele cortex. Zo is een konijn bijvoorbeeld slechts in staat de orientatie van een rij niet-aaneengesloten bollen te discrimineren zolang de afstand tussen twee opeenvolgende bollen nog binnen de grootte van het receptieve veld valt (Lagers-Haselen, Van Hof en Reuter 1989, zie ook bijlage C). Ook laat de nauwkeurigheid waarmee de helling van lijnstukken gedetecteerd kan worden zich relateren aan de eigenschappen van een populatie orientatie gevoelige receptieve velden (Lagers-van Haselen 1988, Swadlow 1988).

In tegenstelling tot het konijn verloopt bij de mens hellingsdetectie van een recht lijnstuk nagenoeg even nauwkeurig als hellingsdetectie van twee ver uit elkaar gelegen bollen. Het lijkt onwaarschijnlijk dat orientatie gevoelige cellen hierbij een cruciale rol spelen. Immers, wanneer de referentiefiguur uit een aantal bollen bestaat die op een halve cirkel zijn gelegen, zonder dat het middelpunt is aangegeven (hoofdstuk 2), verloopt het hellingsdetectie proces nog steeds met grote nauwkeurigheid. Bij de aap is aangetoond dat voor een respons van de orientatie gevoelige neuronen in de primair visuele cortex (V1) de continuïteit van de contour van een stimulus van essentieel belang

is (Peterhans 1988). Wel werden in dezelfde studie in extra-striatale cortex (V2) orientatie gevoelige cellen gevonden die ook reageren op onderbroken lijnstukken. Echter, voor een goede respons moest een dergelijk lijnstuk tenminste uit drie delen bestaan. Bovendien werd alleen dan een respons gezien wanneer de afstand tussen twee opeenvolgende contrasten kleiner was dan 1° . Het is dus niet aannemelijk dat twee bollen met een middelpuntsafstand van 100 mm, zoals bij ons onderzoek gebruikt, -(dat is 14° op 40 cm afstand, zie figuur 1.2) dergelijke orientatie gevoelige neuronen activeert.

Verder is uit de literatuur bekend dat hellingsdetectie bij rechtshandige mensen gelateraliseerd is. Stoornissen in hellingsdetectie treden voornamelijk op wanneer het achterste deel van de rechter hemisfeer gelaedeerd is (Benton 1969,1975,1978,1985, De Renzi 1971, Meerwaldt 1982,1983,1988). Ook bij gezonde proefpersonen is met behulp van tachistoscopische presentaties van visuele stimuli lateralisatie van hellingsdetectie in de rechterhemisfeer aangetoond (Fontenot 1972, Atkinson 1973, Umiltà 1974). Ook bij de aap zijn er aanwijzingen dat hellingsdetectie gelateraliseerd is (Hamilton 1983).

Kortom, bij de mens kan hellingsdetectie niet zonder meer verklaard worden uit de eigenschappen van de orientatie gevoelige cellen in de visuele cortex. Vandaar de opvatting dat hellingsdetectie bij de mens gezien moet worden als een proces van hogere orde dan dat bij het konijn.

Het feit dat visuele hellingsdetectie zo nauwkeurig is wanneer stimuli ten opzichte van het hoofd van de proefpersoon in of evenwijdig aan het sagitale of transversale vlak liggen (hoofdstuk 2), doet vermoeden dat er een interactie bestaat tussen neuronale processen in het visuele systeem en

neuronale processen betrokken bij houdingsregulatie. Immers, de subjectieve stand van een verticale lijn kan sterk beïnvloed worden door het hoofd naar links of rechts te buigen (Aubert- en Müller effect). Bij de aap is gebleken dat zich in het parietale operculum een cortexgebied bevindt dat bij deze integratie betrokken zou kunnen zijn. In dit gebied zijn neuronen gevonden die zowel reageren op vestibulaire prikkels, bewegende visuele stimuli, somatosensorische en proprioceptieve prikkels (Schreier 1981, Pause 1981, Grüsser 1982, Akbarian 1989).

Dat een dergelijk gecompliceerd proces bij de mens gelateraliseerd zou zijn, past zeer wel in het huidige denken over lateralisatie van corticale functies bij de mens. Overigens is het opvallend dat "het oblique effect" niet in de haptische ruimte blijkt te bestaan (hoofdstuk 5).

Het is duidelijk dat het onderzoek in dit proefschrift beschreven zijn vervolg zal moeten krijgen in patientenonderzoek. Er zijn twee voor de hand liggende vragen:

- 1) Is het zo dat bepaalde corticale laesies buiten de primair visuele cortex hellingsdetectie kunnen reduceren tot een proces van vergelijkbare eenvoud als dat bij een konijn? Dit is gemakkelijk met de "gemodificeerde Benton test" te onderzoeken.
- 2) Gaan stoornissen in hellingsdetectie en ruimtelijke orientatie stoornissen altijd samen?. Dit volgt niet zonder meer uit gegevens in de literatuur. Omdat zowel stoornissen in hellingsdetectie als ruimtelijke orientatie stoornissen frequent worden gezien bij laesies in de rechter hemisfeer, is men intuïtief geneigd hellingsdetectie als een onderdeel van ruimtelijke orientatie te beschouwen (Benton 1975, 1978, De Renzi 1971, Meerwaldt

1982).

Om dit later verder te kunnen onderzoeken is een methode ontwikkeld, beschreven in hoofdstuk 6, om ruimtelijke orientatie te kwantificeren. Deze methode is gebaseerd op het werk van de Nederlandse neuroloog Dr.H.W. Stenvers (1942).

SUMMARY.

In this thesis a method is described for studying perceptual processes involved in tilt discrimination in human subjects. Essentially this was a modification of the line orientation test described by Benton (1978). A major design feature of our procedure was that the test was tailor-made to be used both in the laboratory as well as in the clinic at the patient's bedside.

Several types of linear stimulus displays at different orientations were examined. A successive matching to sample procedure was used, where initially each subject was given a single test stimulus, after which he was shown an ordered display containing all possible orientations, at 10° intervals. The subject was then required to select from this reference set an orientation corresponding to the initial sample stimulus. The separate sets of linear stimuli that were compared were: straight bars, zigzag bars, rows of dots and rows where the orientation was indicated solely by a dot at only the start and finish of the row. These different stimulus sets were used to systematically explore the extent to which orientation was dependent on contour information.

The major finding of these experiments was that the accuracy of linear orientation was independent of the type of stimulus displays. A second finding was that when mistakes of judgment were made, they were made in the same way for all types of displays, that is, errors were seldom if ever, made around the vertical and horizontal meridians. They were concentrated at the oblique intermediate positions between these two anchor points.

In order to investigate the reliability of the test when used in the clinic, the effect of variability in testing conditions was examined. It was found that the performance of normal subjects on the test was unaffected by changes in: A) angle of presentation of the displays, B) posture of the subject i.e. seated versus prone, C) proximity of displays, D) the clarity of the display by defocusing the subject by +10 D, and E) the exposure time of the displays, i.e. 1 sec versus 0.1 sec. In contrast, changes in luminance levels as well as the number of stimulus presentations affected performance. These variables had therefore to be standardised for clinical application. 4

The applicability of the test to patient use was evaluated on 14 hemiplegic patients, none of whom had hemianopsia. Their performances were compared to an age-matched control group of normal subjects. Only two types of displays were examined. These were the straight bars and the two-dot rows. The result showed that performance of the patients on the test was highly consistent. They differed quantitatively from the normal performance in terms of both the number and range of errors made. Due to the diversity of the cerebral damage within the patient group no test of laterality effects on performance was feasible. The consistency of the response to the test by both normal subjects and patients in both laboratory and clinical conditions, clearly establishes the high cross-situational reliability of our test.

Additional experiments were undertaken to explore the relationship between perception of visual orientation and tactile orientation using the two dimensional rod orientation test. Fourteen normal subjects were tested, using a matching procedure, where tactile, visual, or combination of both were compared. The results clearly showed that where visual judgments were

involved, then performance was anchored to both vertical and horizontal meridians. There was a conspicuous oblique effect seen in terms of error distribution. No such effect was seen when orientation was determined haptically. This finding argues persuasively that orientation perception is processed very differently by the visual as compared to the tactile modality.

In neurology disabilities of either visual tilt or spatial orientation deriving from the right hemisphere damage are commonly regarded as deriving from the same visual spatial disorder. This would suggest that common perceptual mechanisms underlie both linear orientation and spatial localization judgments. In order to study this a quantitative method for measuring spatial localization judgments was developed from the early studies of Stenvers (1942). This involved brief tachistoscopic presentations of a point source at different horizontal positions within the visual field. The subject was then required to identify the spatial position by placing a "marker" on the position of the stimulus. A comparison of performance on this task with the linear orientation task showed: A) spatial localization judgments were not categorized in terms of a bi-coordinate system, analogous to the vertical-horizontal anchor points used in the linear orientation judgments. Instead the localization judgments were anchored solely to one plane of reference, the mid-sagittal plane of the body. B) there was no positive correlation between performances on the two tasks. This suggests strongly that perception of linear orientation and spatial localization involved different perceptual mechanisms and are likely to be mediated by different brain mechanisms.

Experiments investigating perceptual processes of tilt-discrimination in rabbits were also undertaken. The investigations of linear orientation perception in

man established beyond any doubt that the information processing involved was of high order which produces abstract representation of orientation. In rabbits tilt discrimination capacity appears to be mainly dependent on displays involving continuous contours as the basis of orientation perception. Rabbits are able to discriminate orientation differences from rows of dots only if the separation between the successive dots was less than the size of a receptive field (Lagers-van Haselen et al, 1989).

These considerations make it clear that linear orientation perception in the rabbit does not involve any high order information processing comparable to that seen in humans. Instead it would appear to be a concrete representational system most likely closely dependent upon orientation sensitive receptive fields in the visual cortex.

In monkeys Peterhans (1988) has found that continuity of contour is also essential to elicit a response of orientation sensitive neurones in V1. By contrast neurones in V2 will respond to presentation of discontinuous line segments. However, such stimuli were only effective if there was both a minimum of three segments in the line, and if the angular separation between the segments was less than 1° . In humans where orientations are judged from two dots separated by 100 mm (which is a 14° visual angle at a viewing distance of 40 cm), it is highly unlikely that such orientation selective cells are the mechanism. This point is further strengthened by the fact that human judgment of orientation remains accurate when the reference figure consisted of a half circle of dots without any centre dot.

From the literature there is convincing evidence to indicate that linear orientation is lateralised in right-handed subjects. Impairments in tilt

discrimination mainly occur with damage to the posterior part of the right hemisphere (Benton 1969, 1975, 1978, 1985, De Renzi 1971, Meerwaldt 1982, 1983, 1988). In normal subjects, tachistoscopic presentations of tilt discriminations show an advantage in performance when they are presented to the right as opposed to the left hemisphere (Fontenot 1972, Atkinson 1973, Umiltà 1974).

Thus it is evident that linear orientation discriminations are fundamentally different in animals and in man. In the rabbit the properties of orientation-tuned neurones in the visual cortex are closely related to the performance capacities of the animal. In man such cellular mechanisms are totally inadequate to account for both the accuracy and abstracted nature of human orientation perception. For the moment one must conclude that there is a clear discontinuity between animal and human perception of orientation.

REFERENTIELIJST.

Andersen R.A., Essick G.K. and Siegel R.M., Encoding of spatial location by posterior parietal neurons, *Science* 230 (1985) 456-458.

Akbarian, S., Grüsser, O.J. and Guldin W., Multisensory integration of vestibular, visual and somatosensory signals in the parieto-insular vestibular cortex (PIVC) of primates. Electrophysiological and anatomical studies. In: cortical control of sensory-motor integration, EBBS workshop, Lyon 12-14 April, 1989.

Adachi-Usami, E., Effects of spatial frequency and orientation on visual evoked potentials, *Jpn. J. Ophthalmol.*, 31 (1987) 102-108.

Andrews, D.P., Perception of contour orientation in the central fovea, part I: Short Lines, *Vision Res.*, 7 (1967) 975-997.

Andrews, D.P., Perception of contour orientation in the central fovea, part II: Spatial integration, *Vision Res.*, 7 (1967) 999-1013.

Andrews, D.P., Butcher, A.K. and Buckley, B.R., Acuties for spatial arrangement in line figures: human and ideal observers compared, *Vision* 13 (1973) 599-620.

Appelle, S., Perception and discrimination as a function of stimulus orientation: The "oblique effect" in man and animals, *Psychological Bulletin*, 78(4) (1972) 266-278.

Atkinson, J. and Egeth, H., Right hemisphere superiority in visual orientation matching, *Canad. J. Psychol. Rev. Canad. Psychol.*, 27(2) (1973) 152-158.

Aubert, H., Eine scheinbare bedeutende Drehung von Objekten bei neigung des Kopfes nach rechts oder links, *Arch Path. Anat. Physiol.* 20 (1861) 381-393.

Barlow, H.B., The twelfth Bartlett memorial lecture: the role of single neurons in the psychology of perception, *Quarterly Journ. Exp. Psych.*, 37A (1985) 86-145.

Bauer J.H. and Cooper R.M., Effects of posterior cortical lesions on

performance of a brightness-discrimination task, *J. of Comparative and Physiological Psychology*, 58 (1964) 84-92.

Bender, M. and Jung R., Abweichungen der subjectiven optischen Vertikalen und Horizontalen bei Gesunden und Hirnverletzten, *Archiv. f. Psychiatrie* 181 (1948) 193- 212.

Benton, A.L., Disorders in spatial orientation, In: *Handbook of Clinical Neurology, Disorders of higher nervous activity*, P.J. Vinken and G.W. Bruyn (Eds), North-Holland Publ.Com., Amsterdam, (1969) 212-228.

Benton, A.L., Levin, H.S., and Varney, N.R., Tactile perception of direction in normal subjects: implications for hemispheric cerebral dominance, *Neurology* 23 (1973) 1248-1250.

Benton, A.L., Hannay, H.J. and Varney, N.R., Visual perception of line direction in patients with unilateral brain disease, *Neurology*, 25 (1975) 907-910.

Benton, A.L., Varney, N.L. and Hamsher K. deS, Visuospatial Judgment: a clinical test, *Arch. Neurol.*, 35 (1978) 364-367.

Benton, A.L., Visuo-perceptual, visuospatial, and visuoconstructive disorders, In: *Clinical Neuropsychology*, Heilman, K.M. and Valenstein, E. (Eds) 1985 Oxford University Press, Oxford.

Biguer, B., Jeannerod, M. and Prablanc C., The coordination of eye, head, and arm movements during reaching at a single visual target, *Exp. Brain Research* 46 (1982) 301-304.

Blakemore, C.B., Carey, L.J. and Vital-Durand F., Orientation preferences in the monkey's visual cortex *J. Physiol. Lond.* 319 (1981) 78P .

Berlucchi, G., Sprague, J.M., Levi, J. and DiBerardino, Pretectum and superior colliculus in visually guided behavior and in flux and form discrimination in the cat, *J. of Comparative and Physiological Psychology*, 78 (1972) 123-171.

Bonds, A.B., An "oblique effect" in the visual evoked potential of the cat, *Exp. Brain Res.* 46 (1982) 151-154.

Bouma, H. and Andriessen, J.J., Perceived orientation of isolated line segments, *Vision Res.*, 8 (1968) 493-507.

Bouma, H. and Andriessen, J.J., Induced changes in the perceived orientation of line segments, *Vision Res.*, 10 (1970) 333-349.

Bruell, J.H., Peszczyński, M. and Albee, G.W., Disturbance of verticality in patients with hemiplegia: a preliminary report, *Archives of Physical Medicine & Rehabilitation* Nov (1956) 677-681.

Bruell, J.H. and Peszczyński, M., Space perception in hemiplegic patients as related to rehabilitation, Paper presented at the International congress of Physical Medicine, Copenhagen, Augustus 20-24, 1956.

Bruell, J.H. and Peszczyński, M. and Volk, D., Disturbance of verticality in patients with hemiplegia: a second report, *Archives of Physical Medicine & Rehabilitation* Dec (1957) 677-681.

Buchtel, H.A., Visual form discrimination on the basis of relative distribution of light, *Science* 164 (1969) 857-854.

Büttner, U. and Buettner, U.W., Parietal cortex (2v) neuronal activity in the alert monkey during natural vestibular and optokinetic stimulation, *Brain research*, 153 (1978) 392-397.

Bradley, A., Skottun, B.C., The effects of large orientation and spatial frequency differences on spatial discriminations, *Vision Res.* 24 (12) (1984) 1889-1896.

Bradley, A., Skottun, B.C., Ohzawa, I., Sclar, G. and Freeman R.D., Visual orientation and spatial frequency discrimination: a comparison of single neurons and behaviour, *J. of Neurophysiology*, 57(3) (1987) 755-772.

Campbell, F.W., Kulikowski, J.J. and Levinson, J., The effect of orientation on the visual resolution of gratings, *J. Physiol.*, 187 (1966) 427-436.

Campbell, F.W. and Kulikowski, J.J., Orientation selectivity of the human system *J. Physiol.*, 187 (1966) 437-445.

Campbell, F.W. and Maffei F., Electrophysiological evidence for the existence of orientation and size detectors in the human visual system, *J. Physiology* 207 (1970) 635-652.

Campbell, F.W. and Maffei F., Contrast and spatial frequency, *Sci. Am.* 234(5) (1974) 106-114.

Carmon, A. and Benton, A.L., Tactile perception of direction and number in patients with unilateral cerebral disease, *Neurology* 19 (1969) 525-532.

Carpenter, R.H.S. and Blakemore C., Interactions between orientations in human vision, *Exp. brain res.* 18 (1973) 287-303.

Clement, G., Bertholz, A. and Lestienne F., Adaptive changes in perception of body orientation and mental image rotation in microgravity, *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 58(9 suppl) (1987) A159-63.

Dee, H.L. and Fontenot, D.J., Cerebral dominance and lateral differences in perception and memory, *Neuropsychologia*, 11 (1973) 167-173.

Denenberg, V.H., Garbanati, J., Sherman, G., Yutzey, P.A. and Kaplan, R., Infantile stimulation induces brain lateralization in rats, *Science* 185 (1974) 623-625.

Denenberg, V.H., General systems theory, brain organization, and early experiences, *Am. J. Physiol.* 238 (1980) R3-R13.

De Graauw, J. G. and Van Hof M.W., Relation between behavior and eye-refraction in the rabbit, *Physiology & Behavior*, 21 (1978) 257-259.

De Graauw, J.G. and Van Hof M.W., Frontal myopia in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 1 (1980) 339-341.

De Renzi, E., Faglioni, P. and Scotti, G., Judgment of spatial orientation in patients with focal brain damage, *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 34 (1971) 489-495.

De Vos-Korthals W.H., Binoculaire en monoculaire patroondiscriminatie bij het konijn, Thesis Doctor's Degree, Erasmus University Rotterdam, Medical School, Juni 27, 1979.

De Vos-Korthals, W.H., and Van Hof, M.W., Pattern discrimination after unilateral and bilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 2 (1981) 219-222.

De Vos-Korthals, W.H. and Van Hof, M.W., Residual visuomotor behaviour after bilateral removal of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 15 (1985) 205-209.

De Vos-Korthals, W.H. and Van Hof M.W., Interocular transfer and overtraining in the rabbit, *Acta Neurobiol. Exp.* 1988, 48: 259-262.

Doty, R.W. and Overman, W.H., Mnemonic role of forebrain commissures in macaques. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 75-88.

DeYoe, E.A. and Van Essen, D.C., Concurrent processing streams in the monkey visual cortex, *TINS* 11(5), 219-226.

Ebenholtz, S.M. and Utrie, J.W., Inhibition of the rod-and-frame effect bij circular contours, *Perception & Psychophysics* 32(2) (1982), 199-200.

Elferink, A.J.A. and Van Hof, M.W., Adaptation To Severe Acute Hypoxia (Abstract *Eur.J.Phys.* 1987,410,530).

Elferink, A.J.A. and Van Hof, M.W., Binocular and monocular tilt discrimination in the rabbit: Evidence for hemispheric dominance? (*Acta Neurobiologiae Experimentalis* vol 48 (4) 1988.

Elferink, A.J.A. and Van Hof, M.W., Visual discrimination of row of dots of different orientation in the rabbit, presented at the 20th Annual meeting of the European Brain and Behaviour Society Sept 1988. (In press)

Elferink, A.J.A. and Van Hof, M.W., Tilt discriminations with Bars of Different Contours, (Abstract *Eur.J.Phys.* 1988, 412 (suppl) s39).

Elias, M.F. and Warner, E., Effect of pattern configuration on the relation between pattern area and pattern discrimination, *Perceptual and motor skills*, 30 (1970) 919-924.

Faugier-Grimaud, S. and Ventre, J., Connection of the temporo-parietal cortex with subcortical structures related to vestibulo-ocular function in macaque monkey, In: Cortical control of sensory-motor integration, EBBS workshop, Lyon 12-14 April, 1989.

Fontenot, D.J. and Benton, A.L., Tactile perception of direction in relation to hemispheric locus of the lesion, *Neuropsychologia*, 9 (1971) 83-88.

Fontenot, D.J. and Benton, A.L., Perception of direction in the right and left visual fields, *Neuropsychologia*, 10 (1972) 447-452.

Friederici, A.D. and Levelt, W.J.M., Resolving perceptual conflicts: the cognitive mechanism of spatial orientation, *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 58(9 suppl) (1987) A164-9.

Fredrickson J.M., Figge, U., Scheid, P. and H.H. Kornhuber, Vestibular nerve projection to the cerebral cortex of the rhesus monkey, *Exp. Brain Res.* 2 (1966) 318-327.

Giolli, R.A. and Guthrie, M.D., The primary optic projections in the rabbit. An experimental degeneration study, *J. Comp. Neur.* 136 (1969) 99-126.

Glick, S.D., Jerussi, T.P. and Zimmerberg, B., Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 213-249.

Grüsser, O.J., Pause, M. and Schreier, U., Neuronal responses in the parieto-insular vestibular cortex of alert Java monkeys (*Maccaca Fascicularis*). In: physiological and pathological aspects of eye movements, Roucoux, A. and Crommelinck M. (Eds) 1982 251-270.

Hamilton, C.R., Investigations of perceptual and mnemonic lateralization in monkeys. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 45-62.

Hamilton C.R., Lateralization for orientation in split brain monkeys, *Behav. Brain Res.*, 10 (1983) 399-403.

Hannay, H.J., Falgout, J. C., Leli, D.A., Koatholi, C.R., Halsey, H. and Wills, E.L., Focal right temporo-occipital blood flow changes associated with judgment of line orientation, *Neuropsychologia*, 25 (1987) 755-763.

Heilman, K.M., Watson, R.T., Valenstein, E., Neglect and related disorders, In: *Clinical Neuropsychology*, Heilman, K.M. and Valenstein, E. (Eds) 1985 Oxford University Press, Oxford.

Henn, V., Young, L.R. and Finley, C., Vestibular units in alert monkeys are also influenced by moving visual fields, *Brain Research*, 71 (1974) 144-149.

Henry, G.H., Bishop P.O. and Dreher, B., Orientation axis and direction as stimulus parameters for striate cells, *Vision res.* 14 (1974) 767-777.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex, *Journal of Physiology*, 148 (1959) 574-591.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J. Physiol.* (1968), 195, 215-243.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Uniformity of monkey striate cortex: a parallel relationship between field size, scatter and magnification factor, *J. Comp. Neur.* 158 (1974) 295-306.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Ordered arrangement of orientation columns in monkeys lacking visual experience, *J. Comp. Neur.* 158 (1974) 307-318.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Functional architecture of the macaque monkey visual cortex, *Proc. R. Soc. Lond. B.* 188 (1977) 1-59.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Brain mechanisms of vision, *Sci. Am.*, 241 (1979) 150-164.

Hughes A, Topographical relationships between the anatomy and physiology of the rabbit visual system, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 33-159.

Hughes, A., Single units observations in conflict with van Hof's theory of orientation discrimination in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 33 (1971) 528-534.

Jeannerod, M., Mechanisms of visuomotor coordination: a study in normal and brain damaged subjects, *Neuropsychologia* 24 (1986) 41-78.

Kaas, J.H., The structural basis for information processing in the primate visual system, In: *Visual neuroscience*, Pettigrew, J.P., Sanderson, K.J. and Levick, W.R. (Eds) 315-340, Cambridge University Press, Cambridge.

Kandel, E.R., Processing of form and movement in the visual system. In: *Principles of Neuroscience*, E.R. Kandel and J.H.Schwartz (Eds.), Chapter 29 (1985) 366-383 Elsevier, New York.

Kato, H., Bishop, P.O. and Orban, G.A., Hypercomplex and simple/complex cell classifications in cat striate cortex, *J. of* 41(5) (1978) 1071-1095.

Kennedy, H., Martin, K.A.C., Orban, G.A., and D. Whitteridge, Receptive field characteristics in V1 and V2 of the cat and monkey, *Physiological Society*, June (1981) 81P.

Kobayashi, K. and Van Hof, M.W., Shape discrimination in the rabbit, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 314-315.

Kupfermann, J., Hemispheric asymmetries and the cortical localization of higher cognitive and affective functions. In E.R. Kandel and J.H.Schwartz (Eds.), *Principles of Neuroscience*, Elsevier, New York, 1985 673-687.

Lagers-van Haselen, G.C., Orientatie discriminatie en de visuele cortex: een experimenteel onderzoek bij het konijn. Thesis Doctor's Degree, Erasmus University Rotterdam, Medical School, December 8, 1988.

Lagers-van Haselen, G.C., Van Hof, M. W. and Reuter, J.H., Visual discrimination of discontinuous figures in the rabbit (In press).

Lashley, K.S., The mechanism of vision XV., Preliminary studies of the rats capacity for detail vision, *J. Gen. Psychol.*, 18 (1938) 123-193.

Lashley, K.S., The mechanism of vision XI, A preliminary test of innate organization, *J. Genet. Psychol.*, 18 (1938) 123-193.

Lashley, K.S., The mechanism of vision XVI. The functioning of small remnants of the visual cortex, *J. of Comp. Neurology* 70 (1939) 45-67.

Lechner-Steinleitner, S., Interaction of labyrinthine and somatoreceptor inputs as determinants of the subjective vertical, *Psychol. Res.* 40 (1978) 65-76.

Lechner-Steinleitner, S., Schöne, H., The subjective vertical under "dry" and "wet" conditions at clockwise and counterclockwise changed positions and the effect of a parallel lined background field, *Psychol. Res.* 41 (1980) 305-317.

Levine, S., Haltmeyer, G.C., Karas, G.G. and Denenberg, V.H., Physiological and behavioral effects of infantile stimulation, *Physiology and Behavior*, 2 (1976) 55-59.

Livingstone, M.S., Art, illusion and the visual system, *Sci. Am.*, 257 (1) (1988) 68-75.

Livingstone, M.S. and Hubel, D.H., Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement and depth., *J of Neuroscience* 7(11) (1987) 3416-3468.

Maffei, F. and Campbell, C.F., Neurophysiological Localization of the vertical and horizontal visual coordinates in man, *Science* 167 (1970) 386-387.

Magnussen, S., Landro, N.I. and Johnson, T, Visual half field symmetry in orientation perception, *Perception*, 14 (1985) 265-273.

Magnussen, S., Johnson, T. and Reinvang, I, Interaction between local and global visual orientation signals in subjects with unilateral brain lesions, *Neuropsychologia* 25(6) (1987) 989-993.

Mansfeld, R.J.W., Neural basis of orientation perception in primate vision, *Science* 186 (1974) 1133-1135.

Marzi, C.A., Transfer of visual information after unilateral input of the brain, *Brain and cognition*, (1986) 163-173.

Matin, E. and Drivas, A., Acuity for orientation measured with a sequential recognition task and signal detection methods, *Perception and Psychophysics*, 25 (3) (1979) 161-168.

Matin, E., Rubsamen, C. and Vannata, D., Orientation discrimination as a

function of orientation and spatial frequency, *Perception and Psychophysics*, 41 (4) (1987) 303-307.

McFie, J., Piercy, M.F. and Zangwill, O.L., Visual-spatial agnosia associated with lesions of the right cerebral hemisphere, *Brain* 73 (1950) 167-190.

Meerwaldt, J. D., The rod orientation test in patients with right hemisphere infarction, Thesis Doctor's Degree, Erasmus University Rotterdam, Medical School, December 8, 1982.

Meerwaldt, J. D., Spatial disorientation in right-hemisphere infarction, *J. of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry* 45 (1982) 586-590.

Meerwaldt, J. D., Spatial disorientation in right-hemisphere infarction: a study of the speed of recovery, *J. of Neurosurgery, and Psychiatry* 46 (1983) 426-429.

Meerwaldt, J. D., Disturbances of spatial perception in a patient with agenesis of the corpus callosum, *Neuropsychologia* 21 (1983) 161-165.

Meerwaldt, J. D. Van Dongen, H.R., Diagnostiek van ruimtelijke orientatiestoornissen bij kinderen, *N.T.v.G.* 128 40 (1984) 1897-1900.

Meerwaldt, J. D. Van Dongen, H.R., Disturbances of spatial perception in children, *Behav. Brain Res.*, 31 (1988) 131-134.

Milner, A.D., Goodale, M.A. and Morton, M.C., Visual sampling following lesions of the superior colliculus in rats, *J. of Comp. Physiol.* 93 (1979) 1015-1023.

Mishkin, M., Ungerleider, L.G. and Macko, K.A., Object vision and spatial vision: two cortical pathways, *TINS* oktober 1983, 414-417.

Mishkin, M. and Appenzeller, T., The anatomy of memory, *Sci.Am.*, 256(6) (June 1987) 62-71.

Murphy, E.H. and Berman, N., The rabbit and the cat: a comparison of some features of response properties of single cells in the primary visual cortex, *J. Comp. Neur.*, 188 (1979) 401-428.

Nelson, J.M., Phillips, R. and Golstein, L., Interhemispheric EEG laterality relationships following psychoactive agents and during operant performance in rabbits, In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 451-470.

Newcombe, F. and Russell, W. T., Dissociated visual perception and spatial deficits in focal lesions of the right hemisphere, *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 32 (1969) 73-81.

Nottebohm, F., Asymmetries in neural control of vocalization in canary, In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 23-44.

Orban, G.A. and Kennedy, H., The influence of eccentricity on receptive field types and orientation selectivity in areas 17 and 18 of the cat, *Brain Res.* 208 (1981) 203-208.

Orban, G.A., Vandenbussche, E. and Vogels, R., Human orientation discrimination tested with long stimuli, *Vision Res.*, (1984) 2, 121-128

Oyster, C.W., Takahashi, E., and Levick, W.R., Information processing in the rabbit visual system, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 162-203.

Paradiso, A. M., Carney, T., Orientation discrimination as a function of stimulus eccentricity and size: nasal/temporal retinal asymmetry, *Vision Res.* (8) 1988, 867-874.

Pause, M., Hoppmann, V. and Schreier, U., Neurons in the insular cortex of Java monkey activated by vestibular stimulation, *Pflügers Arch.* 389 (1981) suppl R31.

Perrett, D.I., Mistlin, A.J. and Chitty, A.J., Visual neurones responsive to faces, *TINS* 10 (9) 1987 358-364.

Perrett, D.I., Mistlin, A.J., Chitty, A.J., Smith, P.A.J., Potter, D.D., Broennimann, R., and Harries, M., Specialized face processing and hemispheric asymmetry in man and monkey: evidence from single unit and reaction time studies, *Behav. Brain Res.*, 29 (1988) 245-258.

Peterhans, E. and von der Heydt, R., The whole and the pieces- cortical neuron responses to bars and rows of moving dots, Proceedings of the Satellite symposium of the 2nd world congress of neuroscience on seeing contour and colour, 1987, Manchester.

Peterson, A. and Zangwill, O.L., Disorders of visual space perception associated with lesions of the right hemisphere, *Brain* 67 (1944) 331-358.

Ratcliff, G. and Davies-Jones, G.A.B., Defective visual localization in focal brain wounds, *Brain* 95 (1972) 49-60.

Rudel, R.G. and Teuber, H.L., Discrimination of direction of line in children, *J. of Comp. and Physiological Psychology*, 56(5) (1963) 892-898.

Sasanuma, S. and Kobayashi, Y., Tachistoscopic recognition of line orientation, *Neuropsychologia*, 16 (1978) 239-242.

Schreier, U., Hoppmann, V. and Pause, M., Different vestibular projection fields in the monkey's cortex: single unit recordings and analysis of functional difference, *Neuroscience lett. Suppl* 7 (1981) s 488.

Schwartz, D.W.F., Deecke, L. and Fredrickson, J.M., Cortical projection of group I muscle afferents to area 2,3a, and the vestibular field in the rhesus monkey, *Exp. Brain Res.* 17 (1973) 516-526.

Scobey, R.P., Human visual orientation discrimination, *J. of Neurophysiology* 4(1) (1982) 18-26.

Secher, J.A., Folstein, S.E., Geiger, E.H. and Mervis, D.F., Effects of neonatal hemispheric disconnection in kittens. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krauthamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York 1977, 89-108.

Springer, S.P., Tachistoscopic and dichotic listening investigations of laterality in normal human subjects. In S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Kreuthamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 325-336.

Stenvers, H.W., Bijdrage tot de diagnostiek der hersenafwijkingen door

middel van het onderzoek in de gezichtsvelden en blikvelden, Psych. en Neur. Bld. 46 (1942) 121-144.

Stenvers, H.W., Contribution to the function of the brain. Opto-gnostic function (colour vision) together with contribution to the formation abscesses in the brain, Verhandelingen van de Koninklijke Ned. Akademie van Wetenschappen, afd. Natuurkunde 2de editie XLII: nr2. (1945) 309-320.

Stenvers, H.W., Examinations in the fields of vision with special reference to the test of location of objects seen or of objects visualized "by image" as suggested by Stenvers, Folia Psych. Neurol. Neurochir. Neerlandica 62 (1959) 152(362)-157(362).

Stuurman, P.M. and van Hof, M.W., The postnatal development of swimming behavior in the rabbit, Physiology & Behavior. 23 (1979) pp 629-637.

Stuurman, P.M. and Van Hof, M.W., Behavioral effects of early and late unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, In: Functional recovery from brain damage, p 121-129, M.W. van Hof and G. Mohn (Eds) 1981 Elsevier Biomedical Press Amsterdam.

Sutherland, N.S., The learning of discriminations by animals, Endeavour 23 (1964) 148-152.

Swadlow, H.A., Relationship of the corpus callosum to visual areas I and II of the awake rabbit, Exp. Neurol. 57 (1977) 516-531.

Swadlow, H.A., Efferent neurons and suspect interneurons in binocular visual cortex of the awake rabbit: receptive fields and binocular properties, J. of Neurophysiology 59(4) (1988) 1162-1188.

Taylor, A. and Warrington, E.K., Visual discrimination in patients with localized cerebral lesions, Cortex 9 (1973) 2-93.

Teuber, H.L., Mishkin, M., Judgment of visual and postural vertical after brain injury, J. of Psychology 38 (1954) 161-175.

Teuber, H.L., Space perception and its disturbances after brain injury in man, Neuropsychologia 1 (1963) 47-57.

Umiltà C., Rizzolatti, G., Marzi, C.A., Zamboni, G., Franzini, C., Carmarda, R. and Berlucchi, G., Hemispheric differences in the discrimination of line orientation, *Neuropsychologia*, 12 (1974) 165-174.

Ungerleider, L., Form, motion and place: three streams of visual processing? In: Visual processing of form and motion, EBBS workshop, Tubingen, March 1988.

Vandenbussche, E., Orban, G.O., Meridional variations in the line orientation discrimination of the cat, *Behav. Brain Res.* 9 (1993) 237-255.

Van der Mark, F. and Meyer, J.H.C., Automatic control of installations for experiments relating to physiological research of the visual system, *Comput. Prog. Biomed.*, 4 (1974) 35-41.

Van Hof, M.W., Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.* 6 (1966) 89- 94.

Van Hof, M.W. and Wiersma, C.A.G., The angular threshold of discrimination for striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.* 7 (1967) 265-270.

Van Hof, M.W., Visual acuity in the rabbit, *Vision Res.* Vol.7, (1967) 749-751.

Van Hof, M.W., Discrimination of striated patterns of different orientation in rabbits deprived of light after birth, *Exp. Neur.*, 23 (4) (1969) 561-565.

Van Hof, M.W., Interocular transfer in the rabbit, *Exp. Neur.*, 26(1) (1970) 103-108.

Van Hof, M.W., Mechanisms of orientation discrimination in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 28 (3) (1970) 494-500.

Van Hof, M.W., Orientation discrimination in normal and light deprived rabbit, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 299-311.

Van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., The retinal fixation area in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 41 1 (1973) 218-221.

Van Hof, M.W. and Lagers- van Haselen, G.C., Monoculair pattern discrimination in rabbits after unilateral ablation of the visual cortex, *Experimental Neurology*, 46 (1975) 257-259.

Van Hof, M.W. and Van der Mark, F., A quantitative study on intraocular transfer in the rabbit, *Physiology & Behavior*, 17 (1976) 715-717.

Van Hof, M.W. and van der Mark, F., Monoculair pattern discrimination in normal and monocularly light-deprived rabbits, *Physiology and Behavior*, 16 (1976) 257-259.

Van Hof, M.W. and Russell, I.S., Binocular vision in the rabbit, *Physiology & Behavior* 19 (1977) 121-128.

Van Hof, M.W. Interocular transfer and interhemispheric communication in the rabbit, proceedings of the EBBS workshop on cerebral commissures in Rotterdam, 1977.

Van Hof, M.W. Interocular transfer and interhemispheric communication in the rabbit, In: structure and functions of cerebral commissures, Russell I.S., Van Hof M.W. and Berlucchi (Eds.) MacMillan Press Ltd. 1979

Van Hof, M.W., Orientation acuity in the rabbit, In Documenta Ophthalmologica Proceedings Series 30, Pathophysiology of the visual system, L. Maffei (ed.) 1980 75-81.

Van Hof, M.W. and Stuurman, P.M., The effect of unilateral ablation of the occipital lobe on pattern discrimination in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 3 (1981) 401-404.

Van Hof, M.W., The low level of intraocular transfer in the rabbit is not specific for mirror image striations, *Behav. Brain Res.* 2 (1981) 284-285.

Van Hof, M.W., The accuracy of tilt discrimination in the rabbit, *Beh. Brain Res.*, 4 (1982) 315-318

Van Hof, M.W., Van Hof-Van Duin, J. and Hobbelen J.F., Visual discrimination after bilateral removal of the visual cortex in the rabbit, *Beh. Brain Res.*, 9 (1983) 247-262.

Van Hof, M.W. and Stuurman, P.M., Visual discrimination after early and late unilateral enucleation of the rabbit, *Behav. Brain Res.* 12 (1984) 87-89.

Varney, N.R. and Benton, A.L., Tactile perception of direction in relation to handedness and familial handedness, *Neuropsychologia* 13 (1975) 449-545.

Varney, D.I. and Hughes, A., Single unit receptive fields in rabbit primary binocular cortex, *Exp. Brain Res.*, 46 (1982) 257-262.

Vogels, R., Van Calenbergh, F., Vandenbussche, E. and Orban, G.A., Influence of stimulus length on orientation discrimination in humans, *Archives Internationales de physiologie et de Biochemie*, 89(1) (1981) P5.

Warrington, E.K. and Rabin, P., Perceptual matching in patients with cerebral lesions, *Neuropsychologia*, 8 (1970) 475-487.

Webster, W.G., Functional asymmetry between the cerebral hemispheres of the cat, *Neuropsychologica*, 10 (1972) 75-87.

Webster, W.G., Hemispheric asymmetry in cats. In: S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Krautzhamer (Eds.), *Lateralization in the nervous system*, Academic Press, New York, 1977, 471-480.

Zeki, S., Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey, *Nature*, 274 (1979) 423-428.

Zeki, S., The distribution of wavelength and orientation selective cells in different areas of monkey visual cortex, *Proc. R. Soc. Lond., B* 217 (1983) 449-470.

Zimmerberg, B., Glick, S.D. and Jerussi, T.P., Neurochemical correlate of a spatial preference in rats, *Science* 185 (1974) 623-6

Curriculum Vitae

A.J.A. Elferink geboren 23-11-57 te Enschede.

Mei	1974	M.A.V.O. 4 examen te Enschede.
Mei	1977	Atheneum B examen te Enschede.
Juni	1979	Kandidaatsexamen medicijnen te Nijmegen.
September	1981	Huwelijk met M.M.C. Deppenbroek.
Maart	1982	Doctoraal examen medicijnen te Nijmegen.
Juli	1984	Arts-examen medicijnen te Nijmegen.
	1985	AGNIO op de afdeling neurologie van het Diaconessenhuis te Voorburg.
1986-heden		Assistent in opleiding op de afdeling fysiologie I van de Medische Faculteit te Rotterdam waar onder leiding van Prof. M.W. van Hof, het onderzoek dat in dit proefschrift beschreven is, tot stand kwam.

POSTSCRIPTUM

Op deze plaats wil ik diegene bedanken die hebben bijgedragen aan het tot stand komen van dit proefschrift.

Ten eerste gaat mijn dank uit naar mijn promotor, Prof. Dr. M.W. van Hof. Onder zijn warme, inspirerende, begeleiding is dit proefschrift naar zijn huidige vorm gegroeid. Zijn aandacht voor de algemene ontwikkeling buiten het vakgebied heeft een onmisbare dimensie toegevoegd aan dit promotieonderzoek.

Voor het aandachtig en kritisch lezen van het manuscript en hun opmerkingen, ben ik Prof. Dr. F. Verhage, Prof. Dr. A. Staal en Prof. Dr. A. Gramsbergen zeer erkentelijk.

Verder wil ik alle proefpersonen, die met geduld en inzet vele urenlang getest zijn, hartelijk bedanken. Zonder hun inzet zou dit proefschrift niet tot stand gekomen zijn.

Alle figuren en grafieken zijn gemaakt door de heer B.L.F. Weyer. Zonder zijn tekentalent zou dit proefschrift minder duidelijk en zeker minder fraai zijn geweest.

Veel steun heb ik gehad van mevrouw E. Benckhuijsen-Bongers. Haar taalkundige correcties heeft de leesbaarheid van dit manuscript aanzienlijk verhoogd.

Dr. W.H. de Vos-Korthals en Dr. J.H. Reuter hebben met enthousiasme het paranimfchap op zich genomen. Voor hun inzet en opbouwende adviezen mijn hartelijke dank.

Verder wil ik alle medewerkers van de afdeling Fysiologie I bedanken voor de prettige sfeer waarin ik, al weer vier jaar, op deze afdeling heb gewerkt.

Tenslotte wil ik Mariet bedanken voor de rust die ze mij gegeven heeft en de tijd die ze heeft moeten inleveren, nodig voor het tot stand komen van dit werk.

